



**ÖKOLOGIE
DER PFLANZEN**

Walter Larcher

2., verbesserte Auflage

**Verlag Eugen Ulmer
Stuttgart, 1976**

В. Лархер

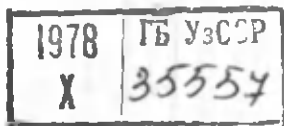
Экология растений

Перевод с немецкого
канд. биол. наук Д. П. Викторова
Под редакцией
д-ра биол. наук Т. А. Работнова

Издательств «Мир»
Москва 1978

Первое издание этой книги, написанной проф. В. Лархером, крупным специалистом в области экологии и физиологии растений, вышло в ФРГ в 1973 г., имело большой успех и было переведено на английский и испанский языки. Предлагаемая читателю книга является переводом второго издания этого труда и представляет собой одну из наиболее полных и глубоких сводок по экологии растений, отражающую современное состояние этой науки. Отдельные главы посвящены среде обитания растений, биосфере и экосистемам, солнечной радиации как источнику энергии для жизни растений, процессам фотосинтеза, водного обмена растений, их водного и соляного питания и т. д. Книга хорошо иллюстрирована.

Предназначена для биохимиков, экологов и физиологов растений, ботаников, а также для преподавателей, аспирантов и студентов университетов, педагогических, сельскохозяйственных и лесных институтов.

VI
211428

35554

Редакция биологической литературы

© 1976, Verlag Eugen Ulmer

© Перевод на русский язык, «Мир», 1978

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА ПЕРЕВОДА

В. Лархер, так же как и ботаники СССР, понимает под экологией растений учение о взаимоотношениях растений с окружающей средой, которое обычно рассматривают как одну из научных основ растениеводства (в самом широком смысле, включая луговоеводство, лесоводство и др.). Для понимания современного состояния экологии растений следует вспомнить, что сведения об отношении растений к условиям их произрастания содержались уже в работах античных авторов (Теофраст, Плиний Старший) и особенно в трудах натуралистов XVIII столетия — К. Линнея, Ж. Бюффона, П. С. Палласа и ряда других. Однако подлинным основоположником экологии растений принято считать Александра Гумбольдта (1769—1859), опубликовавшего в 1807 г. работу «Идеи о географии растений», в которой он на основе своих многолетних наблюдений в Центральной и Южной Америке показал значение климатических условий, особенно температурного фактора, для распределения растений.

В 1832 г. Огюстен Пирам Декандоль обосновал необходимость выделения особой научной дисциплины «эпирреологии», изучающей влияние на растения внешних условий и воздействие растений на окружающую среду (т. е., говоря современным языком, экологии). Среду, в которой существуют растения, стали понимать как совокупность действующих на них условий (экологических факторов). Число таких факторов по мере расширения и углубления исследований по экологии растений возрастало, а оценка значимости отдельных факторов изменялась.

Экология растений, возникшая под влиянием геоботаники и физиологии растений и сложившаяся в самостоятельную научную дисциплину, стала оказывать все большее влияние на другие разделы ботанической науки, способствуя их экологизации. Геоботаники стали уделять больше внимания выяснению экологических свойств отдельных видов растений и использованию видов и фитоценозов как индикаторов условий среды (увлажнения, богатства почвы, засоленности и т. д.). Были разработаны представления об экологической индивидуальности видов растений, об их фактических и потенциальных (синэкологических и аутоэкологических) оптимумах и ареалах. Возникла экологическая анатомия растений, в задачу которой входит изучение формирования анатомических структур как приспособлений к произрастанию в соответствующих условиях среды. Возникла также экологическая

морфология растений; одной из ее задач стало изучение форм роста (жизненных форм, экобиоморф) растений. Все больше физиологов стали проводить наблюдения не только в лабораториях, но и в природных условиях. Если в прошлом в задачи экологии растений в основном входило выяснение значения отдельных экологических факторов для распределения растений и для их продуктивности, то в последние годы экологи и физиологи начали изучать основные жизненные процессы растений (фотосинтез, транспирацию, дыхание и др.) в условиях природных и созданных человеком фитоценозов, возникла физиологическая экология растений. Стало возможным дать эколого-физиологическую характеристику основных типов растительности земного шара, что и было осуществлено Г. Вальтером в его монографии «Растительность земного шара» (русский перевод вышел в 1969—1975 гг. в трех томах).

Книга В. Лархера хорошо освещает новый этап развития экологии растений; ее можно было бы назвать «Физиологические основы экологии растений», что нашло отражение в названии ее перевода на английский язык (W. Larcher, *Physiological plant ecology*, Springer-Verlag, 1975). В ней обстоятельно рассмотрена экология важнейших процессов жизнедеятельности растений: фотосинтеза, дыхания, продуцирования органического вещества, азотного и зольного питания, водного обмена, реакции растений на температурный режим. Это, безусловно, лучшее изложение основ современной физиологической экологии.

В. Лархер — один из крупнейших экофизиологов Западной Европы. Хорошо известны его исследования в области экологии фотосинтеза, водного обмена, обмена CO_2 , устойчивости растений, особенно древесных, к низким температурам. Объектом его исследований были растения Альп, субсредиземноморского и средиземноморского регионов.

В русское издание книги Лархер внес так много изменений и дополнений, что по сути дела это новое, третье издание.

В настоящее время в нашей стране нет современного учебного пособия по экологии растений. Учебник А. П. Шенникова, переведенный на ряд иностранных языков, в том числе и на немецкий, был издан в 1950 г. и с тех пор не переиздавался. В связи с этим публикация русского перевода книги Лархера может быть использована не только как изложение современного состояния физиологической экологии, но и как учебное руководство. Хотя экология растений еще не включена в учебные планы сельскохозяйственных и лесных высших учебных заведений, но в них, а также в педагогических институтах читается курс физиологии растений. Для экологизации преподавания физиологии растений книга Лархера представляет особую ценность.

Т. Работнов

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Экология — это наука о взаимоотношениях и взаимодействии между различными живыми существами и окружающей их средой, об обмене веществ и потоках энергии, которые делают возможной жизнь на Земле, и о приспособлениях организмов к изменяющимся условиям существования. *Экология растений* вычленила растения из тесно переплетенного комплекса организмов биосферы и исследует характерное поведение отдельных видов растений в зависимости от условий окружающей среды и влияния внешних факторов на состав растительного покрова и конкуренцию между отдельными растениями в фитоценозе.

Экология — чрезвычайно обширная и разносторонняя научная дисциплина. Данная книга должна познакомить читателя с мышлением эколога, дать представление об основных процессах, механизмах взаимодействия и функциональных связях в системе «растение и среда» и выявить актуальные проблемы этой быстро развивающейся науки. Такая целевая установка ограничивает рассмотрение материала по преимуществу *физиолого-экологическим аспектом*. На специально подобранных примерах показаны процессы жизнедеятельности растений, их обмен веществ и энергии при действии различных факторов внешней среды и их приспособляемость к этим факторам. На переднем плане стоят отношения, складывающиеся при благоприятных условиях, которые делают возможным наилучшее развитие растительного покрова. Учение о местообитаниях и региональные особенности затрагиваются лишь попутно: информация об этих разделах экологии содержится в учебниках географии растений и биоценологии. Не будут рассмотрены также проблемы конкуренции и интерференции между организмами: они излагаются в учебниках фитосоциологии и экологии.

Судить о возможностях использования и о надежности экологических выводов может лишь тот, кто ознакомился с особенностями экологической техники измерения и обработки полученных данных. Принцип экологической работы кратко описан в заключительной главе. Однако тот, кто захочет глубже разобраться в каузально-аналитической экологии растений, должен будет основательно изучить методические вопросы, которым посвящен ряд хороших обобщающих работ.

Книга построена так, что текст дает по возможности законченный обзор общих принципов, тогда как рисунки и таблицы иллю-

стрируют изложенное в тексте конкретными примерами. Отбирая данные, представленные в рисунках и таблицах, я старался показать как дальновидность, усилия и успехи ранних экологов-экспериментаторов в начале этого столетия, так и прогресс, достигнутый в новейшее время. Список первоисточников должен возбудить интерес к ознакомлению с оригинальными публикациями на семинарских занятиях или при самостоятельном изучении. В этом смысле книга могла бы быть не только учебным пособием, но и первичным справочником для исследователя.

Для русского издания текст второго немецкого издания был пересмотрен и значительно дополнен. Некоторые рисунки и большинство таблиц переработаны и расширены; кроме того, добавлены 60 новых рисунков и 41 таблица.

Я благодарен издательству «Мир», которое взяло на себя труд по переводу книги на русский язык и ее опубликованию. Это устранит языковые трудности и научный экспериментальный материал станет более доступным для большого числа коллег. Я признателен г-ну Роланду Ульмеру, издателю немецкого оригинала, за его согласие уступить соответствующие права. Но прежде всего мне хотелось бы поблагодарить всех специалистов, предоставивших обширный экспериментальный материал, который станет теперь достоянием широкого круга интересующихся лиц.

В. Лархер

Инсбрук, январь 1977 г.

ГЛАВА 1

ВНЕШНЯЯ СРЕДА

Растения заселяют почти все местообитания на Земле, в том числе моря и внутренние водоемы; на суше можно встретить растения даже в таких негостеприимных местах, как пустыни и ледяные поля. В отдаленном геологическом прошлом, когда возникли первые наземные растения, они встретились с миром, который состоял из воды, воздуха и горных пород. Гидросфера, атмосфера и литосфера стали их внешней средой. Позднее под сомкнувшимся растительным покровом при участии микроорганизмов и животных образовался важнейший для растений субстрат — почва, или педосфера.

ГИДРОСФЕРА КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ

К гидросфере относятся: весь огромный Мировой океан, занимающий 71% поверхности земного шара, проточные и стоячие внутренние водоемы и, наконец, грунтовые воды. Существуют большие различия в химическом составе (рис. 1) не только между морской водой, богатой ионами Na^+ , Mg^{2+} , Cl^- и SO_4^{2-} , со средним содержанием солей 35 г/л, и пресной водой, в которой обычно больше ионов Ca^{2+} и HCO_3^- ; кроме того, имеются местные различия, зависящие от характера притоков и степени перемешивания воды. Благодаря водным течениям происходит выравнивание температуры; там, где они отсутствуют, вследствие сильного поглощения солнечной радиации верхними слоями воды возникает очень характерная зональность температуры и плотности, которая оказывает большое влияние на питание, продуктивность и распространение водных организмов (подробнее см. стр. 36).

АТМОСФЕРА

Воздушная оболочка Земли снабжает растения углекислотой и кислородом и поглощает водяной пар, образующийся при испарении. Благодаря непрерывному движению воздуха обеспечивается постоянство его состава. Воздух состоит из 78 об.% азота, 21 об.% кислорода, 0,03 об.% двуокиси углерода, а также небольших количеств водяного пара и благородных газов (рис. 1). Кроме того, воздух содержит газообразные и твердые загрязняющие примеси, прежде всего двуокись серы, летучие азотистые веществ-

ва, соединения галогенов, пыль и копоть. Растения соприкасаются с нижним слоем атмосферы — тропосферой («зоной погоды» воздушной оболочки). Не только кратковременные погодные явления (выпадение дождей, грозы, порывы ветра), но и более длительные состояния погоды (периоды дождей или мороза), а также характер климата (среднее состояние и обычный режим погоды в определенной местности) могут быть разными даже в близких районах. В соответствии с характером местности, сомкнутостью, высотой и типом растительности на территориях различной величины формируются особые климатические условия. В пределах территории с одним и тем же макроклиматом, которую может охватить лишь целая сеть метеорологических станций, можно выделить участки с особым микроклиматом; это может быть, например, микроклимат определенных склонов, котловин, растительных сообществ, а также микроклимат пограничных слоев воздуха около почвы или листьев. Таким образом, части растений, выступающие в открытое воздушное пространство, подвержены воздействию больших изменений солнечной радиации, температуры, влажности, осадков и ветра, которые могут иногда оказывать значительное неблагоприятное влияние.

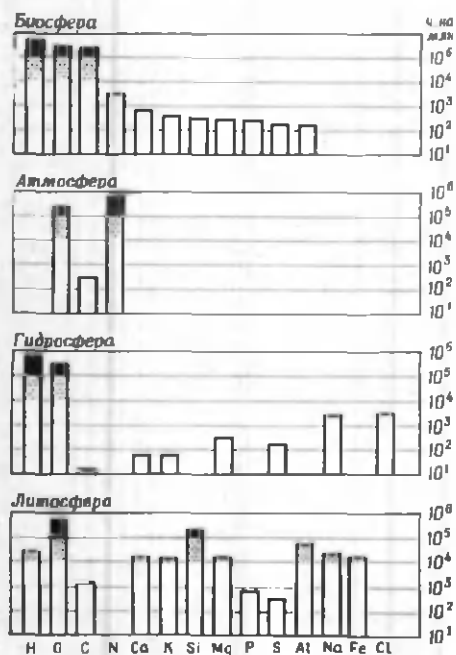


Рис. 1. Участие различных химических элементов в построении биосферы, атмосферы, гидросферы и литосферы (относительные числа атомов, а не весовые доли). Отчетливо выражено химическое своеобразие биосферы: в соответствии со своими потребностями организмы избирательно (в качественном и количественном отношении) поглощают химические соединения из имеющихся в окружающей среде. Ордината представлена в логарифмическом масштабе. Пример отсчета: в биосфере H, O, C и N содержатся в наибольшем количестве: из 10^6 атомов $4,98 \cdot 10^5$ (т. е. около 50%) являются атомами водорода, $24,9 \cdot 10^5$ (около 25%) — атомами кислорода, $24,9 \cdot 10^5$ (около 25%) — атомами углерода и $2,7 \cdot 10^3$ (около 0,3%) — атомами азота. (Deevey, 1970.)

ЛИТОСФЕРА И ПОЧВА

Земная кора — неисчерпаемая кладовая многочисленных химических элементов, которые нужны живым организмам для построения веществ их тела (рис. 1). Литосфера обменивается веществами с гидросферой, а также выделяет газы и выбрасывает другие вещества (например, при вулканических извержениях) в атмосферу. Но прежде всего литосфера служит исходным материалом для образования почвы.

Почва — это просто поверхностный разрыхленный слой литосферы: это продукт превращения и смешивания минеральных и органических веществ. Почвы образуются при участии живых организмов, и формирование их зависит от условий внешней среды; они подвергаются непрерывным изменениям: растут, созревают, могут стареть и разрушаться. Физическое и химическое выветривание постоянно высвобождает из материнской горной породы минеральные вещества; в то же время происходит разложение растительного опада и отмерших почвенных организмов. Продукты этого разложения вместе с экскрементами животных постепенно превращаются в гуминовые вещества, которые образуют комплексы с минеральными продуктами выветривания. В природных почвах формируется профиль из ряда горизонтов, включающий между слоями подстилки и гумуса и минеральным горизонтом выветривания зоны с различным содержанием гуминовых веществ. Определенные профили характерны для почв соответствующих типов, обусловленных климатом, растительным покровом, почвенными организмами, материнской породой и влиянием человека. Образование почв, их строение и классификация типов почв составляют предмет почвоведения. Знание основ этой науки безусловно необходимо каждому, кто хотел бы разбираться в вопросах экологии растений.

Твердые почвенные частицы соединяются в комочки, между которыми остаются промежутки. Последние пронизывают всю почву, образуя систему пор, заполненных частично воздухом, а частично водой. Таким образом, почва — это трехфазная система, в которой литосфера (твердая фаза), гидросфера (жидкая фаза) и атмосфера (газообразная фаза) проникают друг в друга. Она обладает большой емкостью поглощения и высокой буферностью по отношению к физическим и химическим воздействиям. Уже на глубине нескольких сантиметров в почве устанавливаются климатически более выровненные условия, чем в атмосфере. Радиация сюда практически не проникает, изменения температуры никогда не бывают скачкообразными, а обменные процессы осуществляются путем диффузии, т. е. очень медленно. Поэтому почва — чрезвычайно благоприятная среда обитания для многочисленных организмов. Корни — наиболее чувствительная во многих

отношениях система органов высших растений — всецело приспособлены к жизни в почве. Ландшафт без почвы — это безжизненный лунный ландшафт. Лишь немногие пионерные растения, такие, как мхи, лишайники и некоторые водоросли, растут на голых скалах или на песке.

БИОСФЕРА

Атмосфера, гидросфера и литосфера существовали и до возникновения жизни, но только с появлением живых существ они стали тем, что мы называем «окружающей средой». По определению А. Тинемана *окружающая среда* — это совокупность внешних условий, которые воздействуют на живой организм или на сообщество организмов (биоценоз) в его местообитании (биотопе). Только у живых существ есть окружающая среда! К ней относятся не одни лишь физические условия, но и совместно обитающие организмы.

Среда, населенная организмами, составляет *экосферу* Земли. Вместе с Г. Вальтером (H. Walter) мы можем различать биогеосферу (сухопутную часть экосферы) и биогидросферу (моря). В *биогеосфере* биосфера (совокупность живых существ) ограничена узкой прослойкой на границе между атмосферой и литосферой — высота деревьев не превышает 70—100 м, корнеобитаемый и заселенный животными и микроорганизмами слой почвы достигает в глубину лишь нескольких метров. В *биогидросфере* плотнее всего заселен хорошо освещаемый верхний слой воды, а на глубинах более 100 м постоянно живут лишь немногие специализированные виды животных и гетеротрофных микроорганизмов.

Как в биогеосфере, так и в биогидросфере выдающаяся роль принадлежит растениям: благодаря фотосинтезу они способны улавливать и аккумулировать поступающую из космического пространства энергию — солнечную радиацию. В накоплении массы они намного превосходят все остальные живые существа; около 99% всего вещества живых организмов (*биомассы*) составляет масса растений (*фитомасса*). Благодаря огромному накоплению живого материала растительный покров служит стабилизирующим фактором круговорота веществ и весьма существенно влияет на климат.

ЭКОСИСТЕМА И БИОГЕОЦЕНОЗ

Термин *биогеоценоз* был введен Сукачевым¹ и Дылисом для обозначения конкретного участка экосферы, который характери-

¹ Термин «биогеоценоз» впервые введен Сукачевым в 1942 г. — Прим. ред.

зается прежде всего определенным растительным сообществом. Выражение *экосистема* принадлежит лимнологу Вольтеруку, а его определение дал Тэнсли (Tansley). Эллиенберг (Ellenberg) определяет экосистему как целостную совокупность живых существ и

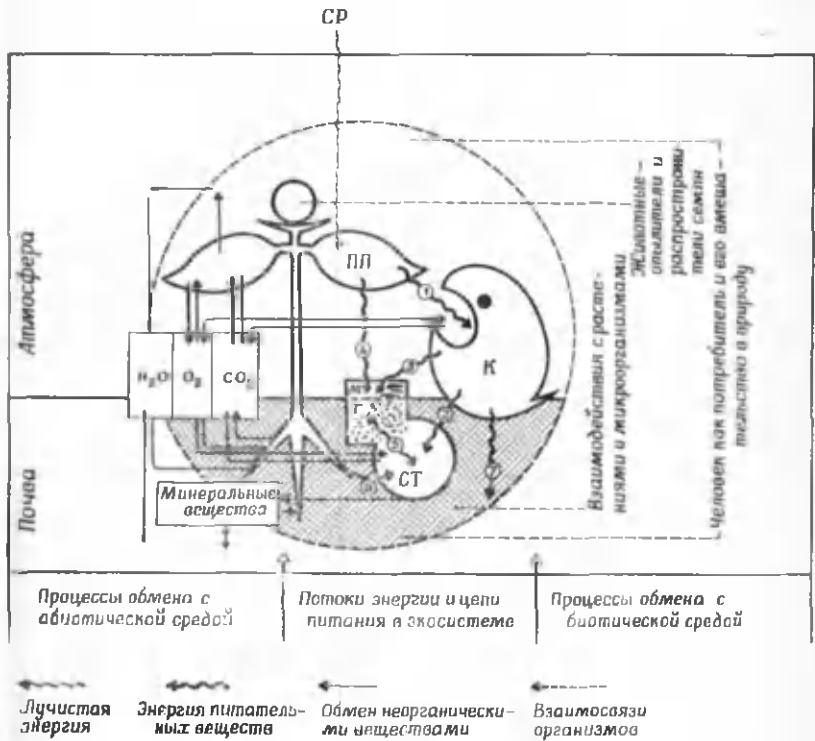


Рис. 2. Поток энергии, поток материи, круговороты веществ и процессы обмена в наземной экосистеме. *Компоненты экосистемы:* ПП — первичные продуценты, К — консументы, СТ — сапротрофы, М — мертвые органические остатки (подстилка, трупы животных), Г — гумус. *Поток энергии и пищевые цепи:* СР — солнечная радиация; 1 — поедание животными и паразитизм; 2 — органические выделения животных и микроорганизмов; 3 — трупы животных и отмершие микроорганизмы; 4 — опад первичных продуцентов; 5 — разложение (гумификация и минерализация) органических остатков; 6 — органические выделения растений; 7 — потеря органического материала экосистемой. *Транспорт неорганических веществ:* CO_2 к первичным продуцентам (фотосинтез) и из диссимиляционных процессов первичных продуцентов, консументов и сапротрофов (дыхание почвы); O_2 от первичных продуцентов (фотосинтез) к потребляющим кислород диссимиляционным процессам; H_2O с испаряющих поверхностей (испарение почвы и организмами) в атмосферу, в виде осадков из атмосферы в почву, из почвы — потребление организмами и потеря в форме стока; минеральные вещества из почвы в тела первичных продуцентов, через цепи питания и деятельность сапротрофов (с минерализацией) обратно в почву.

неорганической среды их обитания, способную до известной степени к саморегуляции: экосистема — это сообщество организмов плюс условия внешней среды.

Экосистемы занимают определенное пространство и образуют в биосфере пеструю мозаику. Экосистемой является, например, лес, луг, озеро или море. Закономерности, которые действуют во всех подобных экосистемах, имеют силу равным образом и для биосферы в целом, для естественных биогеоценозов и для таких искусственных систем, как аквариум или космический корабль с людьми. На рис. 2 показаны типичная структура экосистемы и ее основные внутренние и внешние взаимосвязи.

Компоненты экосистемы

Каждая способная к самостоятельному функционированию экосистема состоит по меньшей мере из двух биологических компонентов: продуцентов и сапротрофов. Между ними может включаться цепь консументов.

Первичные продуценты — это автотрофные организмы, которые переводят неорганические элементы в форму органических соединений и таким образом поднимают их на более высокий энергетический уровень. Зеленые растения и некоторые бактерии путем фотосинтеза (при помощи солнечного света) образуют из двуокиси углерода и воды *углеводы* — исходный материал для дальнейших синтезов; различные микроорганизмы используют для этого энергию, которая освобождается при экзергонических реакциях окисления минеральных веществ (хемосинтез).

Консументы (потребители) — гетеротрофные организмы, которые питаются непосредственно или через посредство других организмов органическим веществом, синтезированным первичными продуцентами. К консументам относятся прежде всего растительноядные животные и паразиты растений. Растительноядными животными питаются плотоядные (хищники); те и другие в свою очередь имеют паразитов.

Сапротрофы (редуценты, разрушители) — это организмы, которые в конце концов разлагают растительные и животные остатки до уровня исходных неорганических веществ. Сюда относятся главным образом бактерии и грибы, а также почвенные животные. Сапротрофы наряду с растительноядными и иными консументами могут служить пищей другим организмам; в этом случае они играют роль *вторичных продуцентов*. Таким образом, один и тот же индивидуум может быть (в зависимости от его положения в пищевой цепи) вторичным продуцентом, консументом или сапротрофом.

Цель питания, пищевая сеть и поток энергии в экосистеме

Под *целью питания*, или *пищевой целью*, понимают переход энергии пищевых веществ от первичных продуцентов через ряд организмов, каждый из которых кого-то или что-то поедает и становится пищей для других. Через экосистему вдоль цепи питания поддерживается поток энергии, который начинается со связывания энергии солнечных лучей и заканчивается полным разложением органических соединений, причем на каждой ступени часть энергии теряется (энергетический каскад). Консументы и сапротрофы редко бывают строго специализированы по отношению к одному определенному источнику пищи. В большинстве случаев растительноядные животные питаются разными видами растений, жертвами хищников становятся разные виды животных. И наоборот, один вид растений служит пищей различным консументам; это относится и к животным, и к микроорганизмам. Поэтому многообразие видов в природе допускает переключение на многие возможные источники питания, так что трофические связи между организмами одной экосистемы переплетаются разнообразными способами. Однако внутри этой пищевой сети поток энергии идет в определенном направлении, соответствующем цепи питания.

На рис. 3 представлены схемы потоков энергии для экосистемы водоема, экосистемы леса и антропогенной экосистемы (сенокосного луга). В данном случае водная экосистема — это естественное, но частично находящееся под влиянием человека пресноводное озеро, в котором 1,2% падающей лучистой энергии аккумулируется первичными продуцентами и распределяется в последовательном ряду консументов. Из этой экосистемы выходят три потока энергии: система теряет тепло, которое образуется при поглощении радиации, энергию, освобождающуюся при дыхании, и энергию органического вещества, отчуждаемого из экосистемы, например уносимого течением воды или извлекаемого при вылове рыбы («экспорт»). От ступени к ступени биомасса и энергообмен уменьшаются приблизительно в 10 раз.

Схема потока энергии для лесной экосистемы отображает отношения в богатом видами дождевом тропическом лесу. Для этой экосистемы характерен большой запас фитомассы, подстилки и органического вещества в почве, который служит пищей разнообразным фитофагам, зоофагам, сапрофагам и сапротрофам. Для ненарушенных естественных наземных экосистем характерно также то, что биомасса консументов и сапротрофов в десятки раз меньше растительной биомассы. В девственном дождевом тропическом лесу растения используют 3,4% поступающей радиации, поэтому первичная продукция чрезвычайно велика. Из образующегося органического вещества 91% в виде опада переходит в пи-

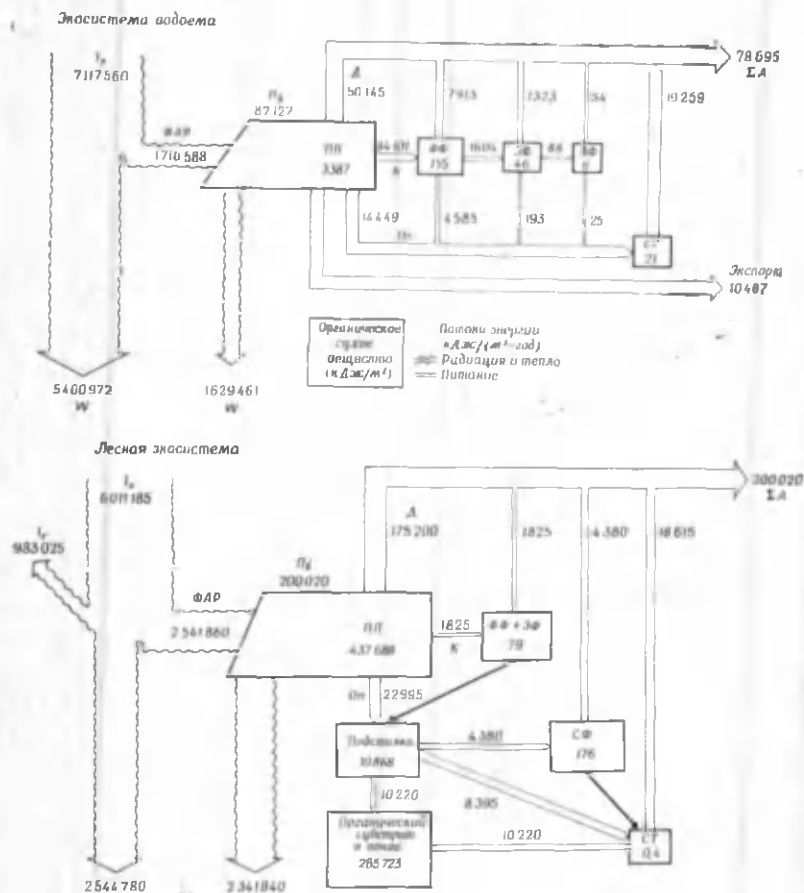
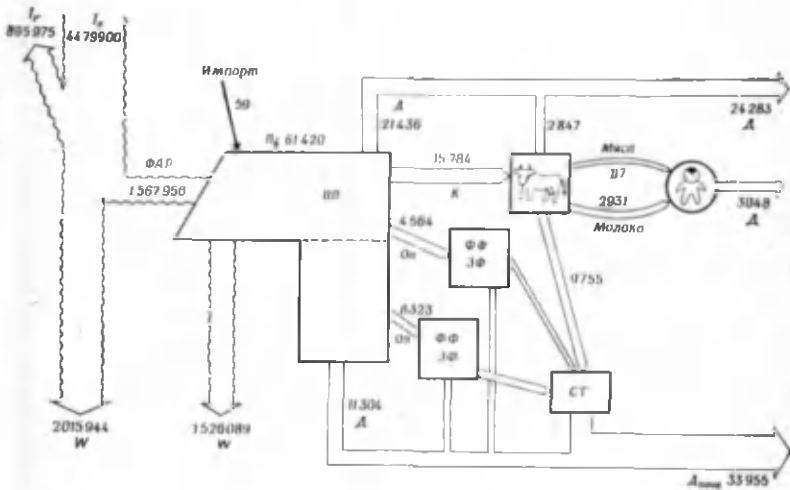


Рис. 3. Упрощенные схемы потока энергии для экосистемы природного водоема (родниковое озеро около Силвер Спрингс во Флориде; Н. Т. Odum, 1957), лесной экосистемы (тропического дождевого девственного леса на о. Пуэрто-Рико; Odum, Pigeon, 1970) и сельскохозяйственной экосистемы (обрабатываемого сенокосного луга с трищетинником желтоватым в Тироле; Cernigusa, 1976, и др.). Числа в рамках — биомасса отдельных компонентов экосистемы в $\text{кДж}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$; входные и выходные величины потока энергии выражены в $\text{кДж}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$. Из всей падающей радиации (I_0) часть отражается (I_c), часть поглощается растениями в качестве фотосинтетически активной радиации (ФАР), остальное включается в тепловой режим экосистемы (W). Первичные продуценты (П) связывают световую энергию в форме первичной брутто-продукции (P_b). Часть связанной энергии тотчас потребляется для дыхания (Д) первичных продуцентов. Остатком органической продукции питаются животные-фитофаги (ФФ), а через них — зоофаги (ЗФ) 1-го и последующих порядков. Опад (Оп) используется сапротрофами (СФ) и, наконец, сапротрофами (СТ). В каждом звене пищевой цепи энергия теряется в процессах дыхания; кроме того, энергия может поступать в экосистему извне (импорт) или выводиться из нее (экспорт).

Сельскохозяйственная экосистема

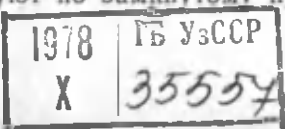


шевую цепь редуцентов (сапротрофов, минерализаторов), и только 9% биомассы растений непосредственно используется животными. Биотрофная цепь в лесной экосистеме играет в энергетическом смысле меньшую роль, чем в экосистеме водоема. Значение животных в тропическом лесу проявляется не столько в трофических отношениях, сколько в многообразных других взаимодействиях, благодаря которым поддерживается структура и разнообразие состава этой экосистемы.

Напротив, в луговой экосистеме, находящейся в хозяйственном пользовании, человек отводит поток энергии главным образом в цель питания фитофагов: около 55% выработанной растениями энергии передается домашним животным в форме зеленого корма и сена. Отходы животноводства должны для поддержания потоков энергии возвращаться почвенным организмам луга в виде удобрения; непосредственный опад (подстилка) в экосистеме интенсивно используемого луга чрезвычайно мал. Структура и способ функционирования сельскохозяйственных экосистем регулируются производимой работой (импорт энергии); благодаря этому система поддерживается в состоянии наивысшей продуктивности и предотвращается сукцессия, которая без хозяйственной деятельности человека привела бы к зарастанию полей и лугов кустарником и лесом.

Круговорот веществ

Если поток энергии всегда имеет одно направление — от Солнца через первичных продуцентов к сапротрофам, то вещества циркулируют по замкнутому пути. Круговорот каждого биозлемента



осуществляется на трех уровнях: в растении, в экосистеме и в биосфере. Отдельный организм поглощает вещества, перерабатывает их в компоненты собственного тела или использует в энергетическом обмене и, наконец, в какой-то форме выделяет во внешнюю среду. Движение веществ в экосистеме начинается с их обмена в организме первичных продуцентов и через промежуточных потребителей и сапротрофов приводит обратно к исходному пункту. Круговорот веществ внутри сообщества организмов той или иной экосистемы основан на том, что продукты обмена и экскреты одних организмов становятся пищей для других, образующих дальнейшие звенья в цепях питания. Круговорот питательных веществ в экосистеме смыкается с геохимическими процессами, которые выводят вещества за пределы экосистемы и объединяют обмен веществ живых организмов с превращениями и передвижением неорганических компонентов биосферы. Благодаря комплексному биогеохимическому обмену веществ экосистема становится открытой системой.

Существует *два основных типа* биогеохимического обмена веществ. В круговороте углерода, кислорода и воды атмосфера и гидросфера играют роль важнейших резервуаров, и циркуляция в крупных пространственных масштабах происходит сравнительно быстро в газообразной фазе. Круговоротам этого типа можно противопоставить связанные с землей круговороты серы, фосфора и других минеральных биоэлементов, которые транспортируются в водном растворе и резервы которых в почве и земной коре гораздо менее мобильны, чем в случае круговоротов с участием газовой фазы. Круговорот азота занимает промежуточное положение между обоими типами. Растения поглощают азот из почвы в форме ионов, тогда как основной запас находится в газообразной форме в атмосфере.

Саморегуляция и устойчивость экосистем

Экосистемы обладают способностью к саморегуляции. Основу ее составляют высокая способность к адаптации отдельных организмов, популяций и биоценозов и замкнутый характер биологического круговорота веществ с участием продуцентов, консументов и сапротрофов. Если приток энергии достаточен, а отток веществ не нарушен, то однажды установившееся равновесие видовой структуры и обмена веществами с окружающей средой сохраняется без значительных изменений. Такие *стабильные экосистемы* обладают большой биомассой, которая, однако, уже не увеличивается, так как годичный прирост расходуется в пищевом круговороте. Ю. Одум называет такие экосистемы *протективными*. Образцом протективной экосистемы может служить тропический девственный лес, в котором растения продуцируют много

органического вещества, но большая часть его поступает в круговорот и подвергается реминерализации. При рассмотрении углеродного баланса и баланса минеральных веществ этот вопрос будет обсуждаться подробнее. После заселения новых территорий или после глубоких нарушений, например пожара в лесу или верещатнике, в экосистеме должно прежде всего установиться равновесие. Вначале молодые экосистемы чувствительны к неблагоприятным воздействиям, *нестабильны*. Имея скромную биомассу, они не заполняют всего доступного пространства, но скорость их прироста высока, т. е. они *продуктивны*. По мере созревания их прирост приходит в соответствие с выровненным круговоротом, и продуктивная экосистема постепенно превращается в протективную. Благодаря саморегуляции прирост массы и распространение отдельных членов экосистемы всегда подчинены теперь функциональному целому и популяции не растут безгранично.

Приспособляемость биоценоза, способность его к саморегуляции может подвергаться перегрузкам (стрессам). Такие перегрузки могут быть связаны с временными, хотя и значительными, событиями — такими, как наводнения, лавины, морозы, пожары, засуха и нашествия паразитов, но возможно и длительное воздействие вредных факторов, например при загрязнении воздуха и водоемов и чрезмерном хозяйственном использовании. В зависимости от видового состава, структуры и уравновешенности экосистемы обнаруживают разную степень устойчивости к стрессовым нагрузкам. По Элленбергу, эта устойчивость более высока, если экосистема менее чувствительна к стрессирующим факторам и если она способна быстро и полностью оправляться после их устранения.

Биотическая интерференция

Между организмами, входящими в состав экосистемы, существуют не только трофико-энергетические отношения. В экосистеме имеют место разнообразные взаимосвязи и взаимозависимости между многими различными организмами и даже между отдельными особями одного и того же вида. Эта *интерференция* организмов служит важным стабилизирующим фактором, который при чисто количественном рассмотрении обмена веществ и энергии недооценивается. Интерференция способствует или противодействует развитию, распространению и размножению того или иного вида внутри биогеоценоза и за его пределами. *Положительными* биотическими факторами являются экологические отношения между растениями и животными — опылителями и распространителями плодов и семян, симбиоз с микроорганизмами (ср. стр. 150—151), а также защита подроста взрослыми растениями от сильной радиации, перегрева или охлаждения (ср. стр. 323).

Тормозящее действие оказывают конкуренция растений за свет, воду и питательные вещества и, кроме того, вытеснение и угнетение организмов выделяемыми веществами (аллелопатические взаимодействия между соседними растениями, антибиоз между микроорганизмами) и паразитизм во всех его разновидностях и проявлениях (например, нарушение водного баланса растения-хозяина такими полупаразитами, как омела).

Роль человека

Как всякое другое живое существо, человек является зависимым от условий среды членом биоценоза и внешним фактором для остальных организмов экосистемы, в которой он находится. Но дело не только в этом. Будучи разумным существом, человек в результате своего культурного развития перерос узкие пределы ограниченных биоценозов и стал важным фактором эволюции всей земной биосферы. Как сознательный и целеустремленный преобразователь природы он с необыкновенной эффективностью вмешивается в природные процессы и создает новые, антропогенные биотопы. Однако он может злоупотреблять своим особым положением, и есть опасность, что он нарушит и разрушит все биотопы нашей планеты, если его знание не приведет к пониманию общих связей, а его воля не будет опираться на чувство ответственности.

ГЛАВА 2

СОЛНЕЧНАЯ РАДИАЦИЯ КАК ИСТОЧНИК ЭНЕРГИИ

Вся жизнь на Земле поддерживается благодаря потоку энергии, излучаемой Солнцем и поступающей в биосферу. Для создания биомассы и для жизнедеятельности всех организмов, участвующих в пищевой цепи, достаточно того сравнительно небольшого количества солнечной радиации, которое улавливают растения в процессе фотосинтеза. Эта часть поглощенной лучистой энергии фиксируется в форме химических связей. Значительно большее количество радиации сразу превращается в тепло, которое частично расходуется на испарение воды; оставшееся тепло повышает температуру земной поверхности. Таким образом, солнечная радиация служит источником энергии для поддержания теплового баланса и водного обмена и для создания и превращения органического вещества, что делает возможным формирование среды, способной удовлетворять жизненные потребности организмов.

РАДИАЦИЯ В АТМОСФЕРЕ

Спектральный состав солнечного излучения

Биосфера получает солнечную радиацию с длинами волн примерно от 0,29 мкм до 3 мкм. Более коротковолновая радиация поглощается озоном в верхних слоях атмосферы и кислородом воздуха, а граница в области длинных волн зависит от содержания в воздухе водяного пара и двуокиси углерода. Около 40—45% излучаемой солнечной энергии приходится на область от 380 до 720 нм. Эту часть спектра мы воспринимаем как видимый свет. Пигменты хлоропластов поглощают излучение примерно между 380 и 740 нм (см. рис. 9), поэтому мы называем эту область «фотосинтетически активной радиацией» (ФАР; часто ее границами считают длины волн 400 и 700 нм). К ФАР примыкает со стороны более коротких волн ультрафиолетовая радиация (УФ), а со стороны более длинных волн — инфракрасная радиация (ИК).

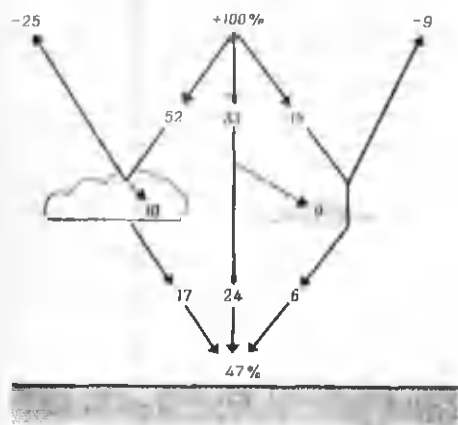


Рис. 4. Ослабление коротковолновой радиации при ее прохождении через атмосферу. Из общей солнечной радиации 25% отражается облаками и 9% отбрасывается в виде рассеянного излучения. Еще 10% поглощается облаками и 9% — аэрозолями. Доходящая в конце концов до поверхности земли радиация состоит в среднем на 24% из прямых солнечных лучей, на 17% — из рассеянной радиации от облаков и на 6% — из рассеянного света неба. (По данным Houghton из Gates, 1959.)

Ослабление радиации при прохождении через атмосферу

На внешней границе земной атмосферы интенсивность радиации составляет $1,39 \text{ кВт/м}^2$ (солнечная константа). До земной поверхности при ясной погоде доходит около 1000 Вт/м^2 (если измерять перпендикулярно направлению лучей), т. е. 61%, однако в среднем только 47%. Более половины солнечных лучей сразу отбрасывается в мировое пространство вследствие преломления и

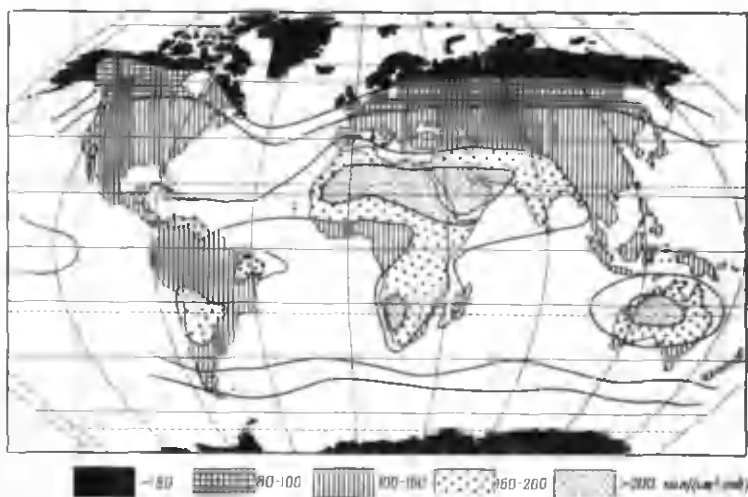


Рис. 5. Годичная солнечная радиация (300—2200 нм), падающая на поверхность Земли. (По Geiger, 1965.)

изгибания в верхних слоях атмосферы и прежде всего в результате отражения от облаков, а также рассеивается и поглощается облаками, пылью и т. п. (рис. 4). Радиация, достигающая почвы или растительного покрова, лишь примерно наполовину может состоять из прямых солнечных лучей, беспрепятственно прошедших через атмосферу; остальная часть — рассеянный свет неба — подвергалась до этого рассеянию в воздухе и в облаках. Совокупность прямой солнечной радиации и рассеянного света называют *суммарной радиацией*. На уровне моря гладкая поверхность получает в средних широтах в полдень приблизительно до 900 Вт/м² [1,3 кал/(см²·мин)] суммарной радиации. На рис. 4 приведены многолетние средние величины для северного полушария. В зависимости от географической широты, высоты над уровнем моря, рельефа местности и степени облачности наблюдаются большие региональные и локальные различия в обеспеченности радиацией (рис. 5). Так, например, малооблачные районы высоких давлений под тропиками получают очень много солнечных лучей: через прозрачную воздушную оболочку над сухой поверхностью проходит уже не 47%, а в среднем 70% поступающей радиации. На больших высотах благодаря более короткому пути лучей через атмосферу и большей прозрачности воздуха суммарная интенсивность радиации выше, чем в низинах.

ПОГЛОЩЕНИЕ РАДИАЦИИ РАСТЕНИЯМИ

Лист как приемник излучения

Часть радиации, падающей на лист, отражается от его поверхности, часть поглощается и может оказать физиологическое действие, а оставшаяся часть проходит через лист. Отражение, поглощение и пропускание радиации листьями — процессы избирательные, т. е. они зависят от длины волны (рис. 6 и 7).

Отражение

В инфракрасной области листья отражают 70% перпендикулярно падающей радиации, а в области ФАР — в среднем только 6—12%. Зеленый свет отражается сильнее (10—20%), оранжевый и красный — наиболее слабо (3—10%). Отражение ультрафиолетовой радиации незначительно (в случае листьев не более 3%). Исключения составляют некоторые цветки, местами сильно отражающие ультрафиолет, который может восприниматься насекомыми и служит им ориентиром.

Отражающая способность зависит от свойств поверхности; например, войлок из волосков повышает отражение в 2—3 раза.

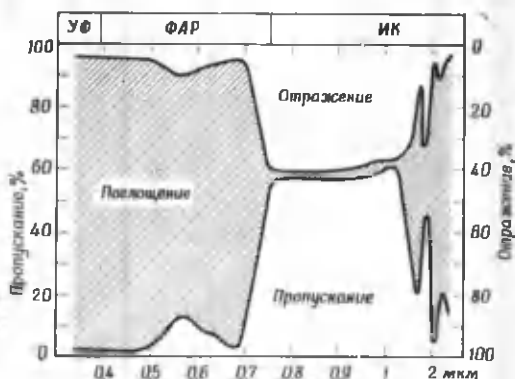


Рис. 6. Относительное отражение, пропускание и поглощение радиации листом тополя *Populus deltoides* в зависимости от длины волны падающих лучей. (Gates, 1965.)

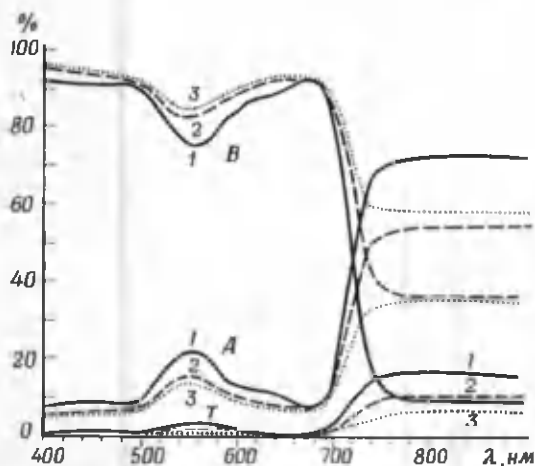


Рис. 7. Коэффициенты отражения (А), пропускания (Т) и поглощения (В) лучистой энергии хвоей *Pinus sylvestris* разного возраста. Цифрами указан возраст хвой в годах. (Алексеев, 1975.)

Поглощение

Проникающая в лист радиация интенсивно поглощается. УФ в основном задерживается уже эпидермисом, так что в более глубокие слои листа проникает только 2—5% УФ-радиации. Таким образом, эпидермис служит эффективным УФ-фильтром для ассимиляционной паренхимы. ФАР поглощается пигментами хлоропластов. Поэтому пики в спектре поглощения листьев соответствуют максимумам поглощения света хлорофиллами и каротиноидами. Около 70% поступающей в мезофилл фотосинтетически активной радиации поглощается хлоропластами. Проходя через

лист, радиация все более ослабевает, так что количество лучистой энергии, получаемой последовательными слоями клеток, экспоненциально уменьшается. Инфракрасные лучи в области до 2000 нм поглощаются слабо, а в области длинноволновой тепловой радиации (более 7000 нм) — почти полностью (97%), так что растение ведет себя по отношению к тепловой радиации как черное тело.

Пропускание света

Светопроницаемость листьев зависит от их строения и толщины. Мезоморфные листья пропускают 10—20% солнечных лучей, очень тонкие листья — до 40%, а толстые и жесткие могут быть совсем непроницаемыми для радиации. Наибольшая проницаемость отмечается в тех частях спектра, для которых очень велика и отражающая способность, — в зеленой и особенно в ближней инфракрасной областях. Поэтому прошедшая через листву радиация очень богата лучами с длиной волны около 500 и больше 800 нм. Под покровом листьев царит красно-зеленая тень, а во мраке леса — только красная и инфракрасная тень.

Влияние радиации на жизнь растений

Радиация действует в растении как источник энергии для фотохимических реакций и как раздражитель, регулирующий развитие, но она может вызывать и повреждения. Различные эффекты радиации вызываются поглощением квантов, энергия которых зависит от длины волны.

Действовать могут только поглощенные лучи, поэтому каждый зависимый от радиации процесс осуществляется при участии определенных рецепторов. Радиацию для фотосинтеза поглощают хлорофиллы и дополнительные пигменты плаستид, у водорослей также фикобилины. Фотоиндуцируемые процессы, такие, как прорастание семян, образование цветков, листопад, а у многих растений также сезонное чередование активности и покоя регулируются фитохромной системой; это относится и к многочисленным фотоморфозам, т. е. зависимым от света дифференцировкам тканей и формообразовательным процессам (рис. 8). Направленный рост (фототропизм) регулируется рецепторами синего света типа флавопротенидов или каротиноидов. На рис. 9 представлены спектры поглощения некоторых важных растительных пигментов, а также спектральный состав радиации в атмосфере и гидросфере; кроме того, показана граница поглощения лучей нуклеопротеидами — абсолютная граница выживания протоплазмы. УФ-лучи с длиной

волны короче 280 нм повреждали бы генетический материал, однако такая коротковолновая радиация не проникает в биосферу.

Растения приспосабливают различным образом свой обмен веществ, свое строение и развитие к качеству и количеству радиации, преобладающей в месте их произрастания. Примерами могут служить хроматическая адаптация водорослей (см. стр. 42) и образование световых и теневых листьев (табл. 1), при котором, правда, играют роль и вторичные эффекты радиации (прежде всего связанные с водным режимом).

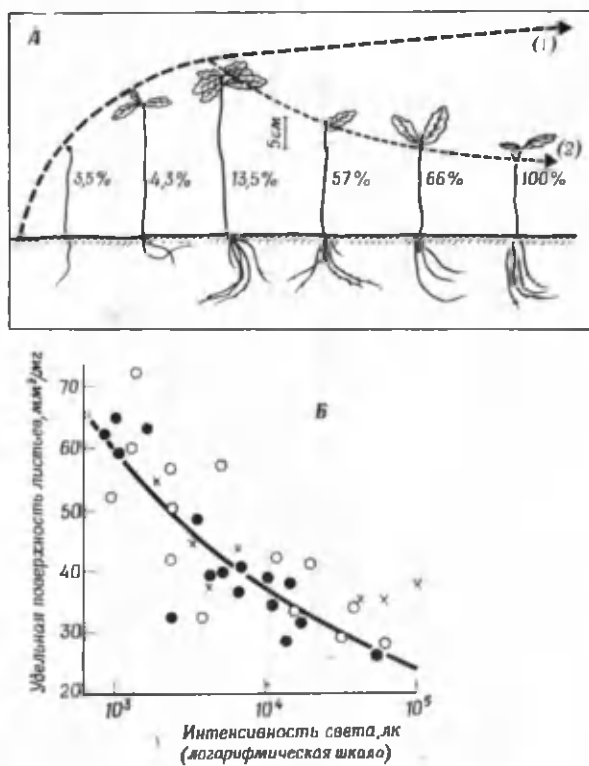


Рис. 8. Модифицирующее действие освещенности местообитания на рост и морфогенез.

А. Рост двухлетних дубов *Quercus robur* в зависимости от относительной освещенности летом. При световом довольствии до 13,5% преобладает стимулирующее действие света (кривая 1), при большем освещении — тормозящее действие на рост растяжением (кривая 2). (Giboudeau, из Roussel, 1972.)

Б. Листья *Ranunculus ficaria* развивают меньшую поверхность при большем освещении (Bannister, 1976.)

Таблица 1. Различия между световыми и теневыми листьями
(по данным разных авторов)

Признак	Световые листья	Теневые листья
Площадь листовой пластинки	+	++
Толщина мезофилла	++	+
Система межклеточников (внутренняя поверхность)	++	+
Количество клеток	++	+
Густота жилкования	++	+
Толщина наружных стенок эпидермиса и кутикулы	++	+
Густота расположения устьиц	++	+
Сухое вещество	++	+
Содержание белка на сухой вес	+	++
Хлорофилл на сухой вес	+	++
P_{700} от общего хлорофилла	++	+
Хлорофиллы, отношение a/b	++	+
Комплекс хлорофиллов $a+b$ с белком (пигментный комплекс фотосистемы II)	+	++
Отношение хлорофилл/ксантофиллы	+	++
Зеаксантин и лютеин	++	+
Виолаксантин	+	++
Крахмал	++	+
Целлюлоза	+	++
Лигнин	++	+
Липиды	++	+
Кислоты	++	+
Антоциан	++	+
Зола	++	+
Ca	++	+
K	+	++
Содержание воды на сырой вес	+	++
Концентрация клеточного сока	++	+
Транспирация	++	+
Фотосинтетическая способность	++	+
Квантовый выход (Φ) фотосинтеза	+	++
РудФ-карбоксилаза	++	+
Интенсивность дыхания	++	+
Фосфоглицераткиназа и дегидрогеназы цикла лимонной кислоты	++	+

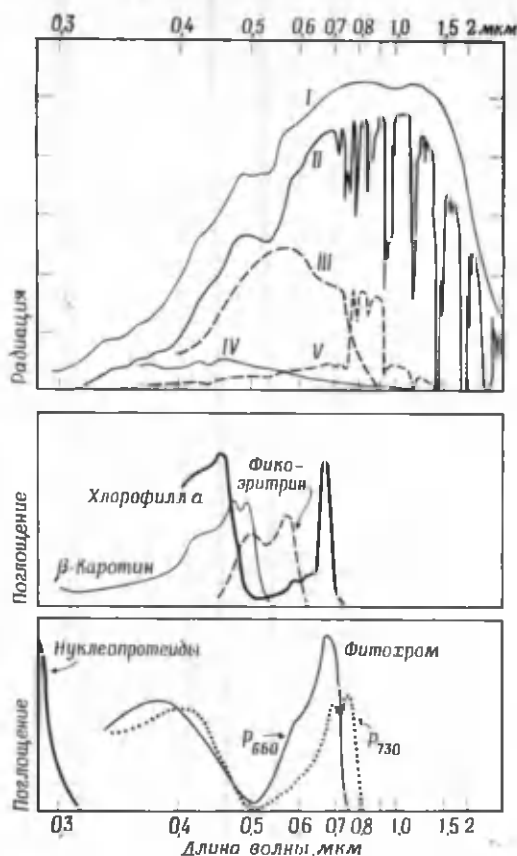


Рис. 9. Спектральное распределение энергии солнечной радиации вне земной атмосферы (I), прямых солнечных лучей на уровне моря (II), радиации на глубине 1 м в прибрежной зоне моря (III), рассеянного света неба (IV) и света под пологом растений (V). (Gessner, 1955; Gates, 1965; R. Schulze, 1970.)
 Внизу: спектры поглощения фотосинтетически и фотоморфогенетически активных пигментов, а также нуклеопротендов. (Blinks, 1951; French, Young, 1956; Siegelman, Butler, 1965.)

Распределение радиации в кронах деревьев и в фитоценозах

Стратификация освещенности в кронах деревьев

Листостебельные растения развивают ассимиляционную систему, которая состоит из перекрывающихся и затеняющих друг друга ярусов листьев. В кронах деревьев отдельные листья в зависимости от их расположения относительно лучей света и их места внутри кроны неодинаково обеспечиваются радиацией. Здесь име-

ют значение прежде всего форма кроны и густота листьев. Эти свойства кроны обуславливают характерный градиент радиации от хорошо освещенной периферии кроны через зоны снижающейся освещенности до внутренней части кроны (рис. 10).

Для характеристики условий освещения в месте обитания растений Визнер (Wiesner) ввел в начале нашего столетия понятие

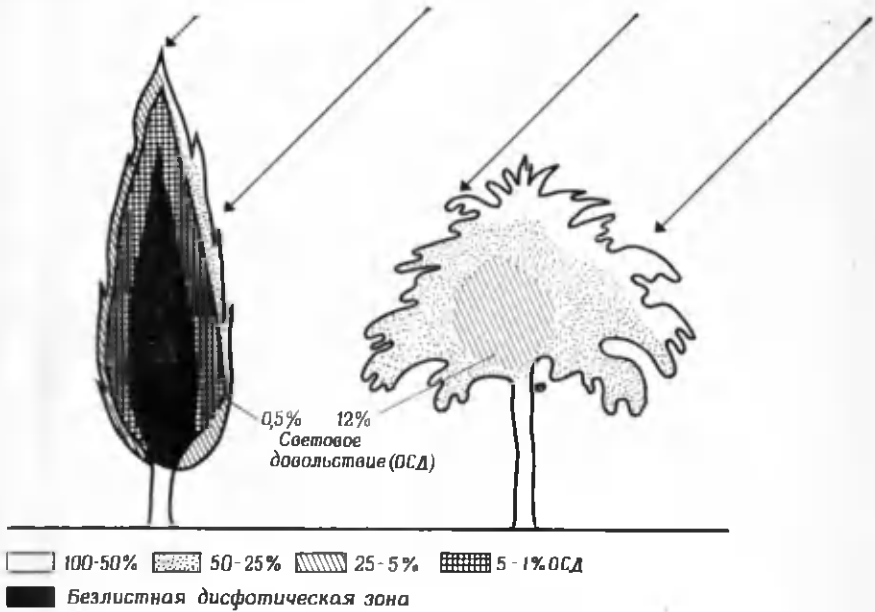


Рис. 10. Относительное световое довольствие (ОСД) в густой кроне кипариса (слева) и редкой кроне маслины (справа) в ясные дни в июле и августе в полуденное время. ОСД — сила света в различных местах кроны дерева, выраженная в процентах от освещенности на открытом месте. В густой кроне кипариса уже в самой наружной зоне происходит крутое падение освещенности; при ОСД менее 0,5% ассимилирующие побеги желтеют и усыхают. Рыхлая крона маслины с ее мелкими, хорошо отражающими свет листьями пронизана рассеянным светом, и даже в самых темных частях кроны находятся облиственные ветки. (По неопубликованным данным).

относительного светового довольствия. Это освещенность в данном месте, выраженная в процентах от общего количества света, поступающего извне. В густых кронах, например у пирамидального кипариса, недостаток света во внутренней части кроны может стать настолько большим, что там уже не закладываются ассимилирующие органы, а существовавшие ранее побеги отмирают. Среднее световое довольствие на границе облиствения во внутренней части крон (минимальное световое довольствие) позволяет

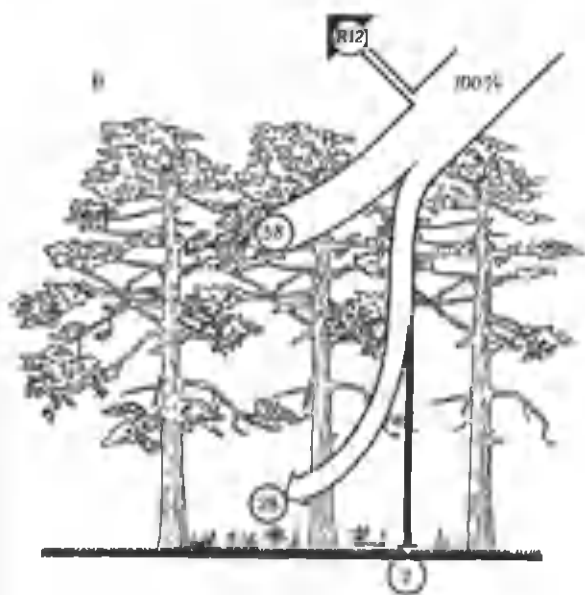
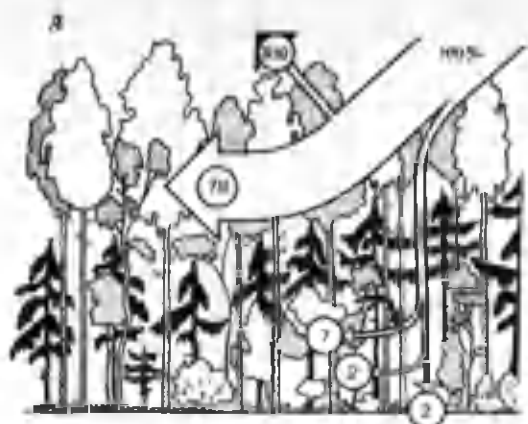
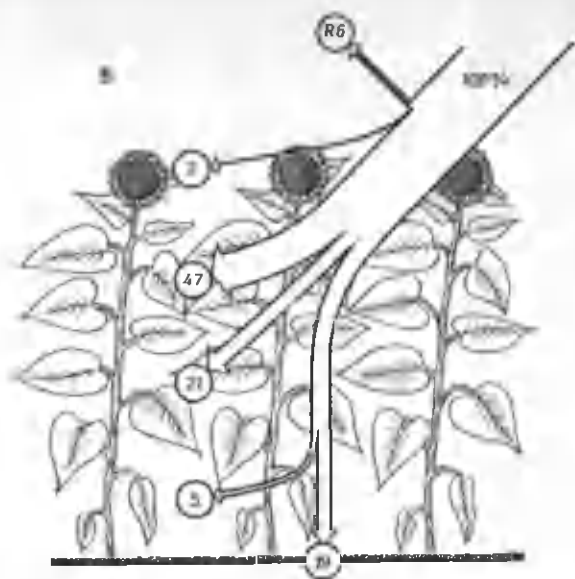


Рис. 11. Ослабление радиации в бореальном смешанном лесу (А), в редком сосновом лесу (Б), в посевах подсолнечника (В) и кукурузы (Г). Из поступающей фотосинтетически активной радиации 6—12% отражается (R) от поверхности насаждения, большая часть поглощается на уровне с наиболее густым



облиственным, остальное доходит до поверхности почвы. В зависимости от густоты полоза и расположения листьев получают очень характерные различия в распределении радиации. (Cernusca, 1977; Eckardt et al., 1971; Hiroi, Monsi, 1966; Kairiukstis, 1967; Allen, Yocum, Lemon, 1964.)

сделать вывод о специфической для данного вида потребности в свете для фотосинтеза и обмена веществ: чем меньше эта потребность у теневых листьев, тем более сомкнутыми могут быть кроны. Поэтому различают кроны светолюбивых растений с минимальным световым довольствием 10—20% (береза, лиственница, сосна) и теневыносливых (пихта, ель, бук) с минимальным световым довольствием 1—3%.

Поглощение радиации в фитоценозе

Многоярусный растительный покров использует поступающую радиацию полностью. В густых фитоценозах благодаря повторному отражению и последовательному поглощению до почвы доходит так мало света, что световое довольствие составляет там всего лишь несколько процентов от освещенности на открытом месте (рис. 11). Теневыносливые растения подлеска приспособлены к очень слабой радиации и еще растут при относительном световом довольствии 5—20%. Световое довольствие 1—2% считается обычно нижним пределом для жизни листостебельных растений. Низшие растения могут сохраняться в плохо освещенных местобитаниях до минимального светового довольствия 0,5%, в крайних случаях до 0,1% (наземные водоросли).

Ослабление радиации в растительном покрове

Градиент радиации в фитоценозе зависит прежде всего от густоты облиствения и от расположения листьев (рис. 12). Густоту облиствения можно выразить количественно с помощью индекса листовой поверхности (ИЛП). ИЛП указывает общую площадь всех листьев над определенной поверхностью почвы:

$$\text{ИЛП} = \frac{\text{Суммарная площадь всех листьев}}{\text{Площадь поверхности почвы}} \quad (1)$$

Индекс листовой поверхности выражают чаще всего в м² площади листьев на 1 м² поверхности почвы; собственно говоря, это безразмерный показатель степени покрытия. При ИЛП=4 единица поверхности почвы была бы покрыта в четыре раза большей поверхностью листьев, которые, само собой понятно, располагаются на разных уровнях. На своем пути через растительный покров радиация должна пройти сквозь последовательные слои листьев. При этом ее интенсивность по мере увеличения степени покрытия экспоненциально снижается в соответствии с законом экстинкции Ламберта—Бера. При более или менее однородном сложении листьев можно вычислить градиент радиации по уравнению экстинкции в видоизмененной Монси и Сазки форме:

$$I = I_0 \cdot e^{-k \cdot \text{ИЛП}} \quad (2)$$

где I — интенсивность радиации на определенном расстоянии от верхнего уровня растительного покрова, I_0 — радиация на открытом месте, k — коэффициент экстинкции для данного растительного сообщества и ИЛП — суммарная площадь листьев над местом измерения на единицу поверхности почвы (кумулятивный ИЛП).

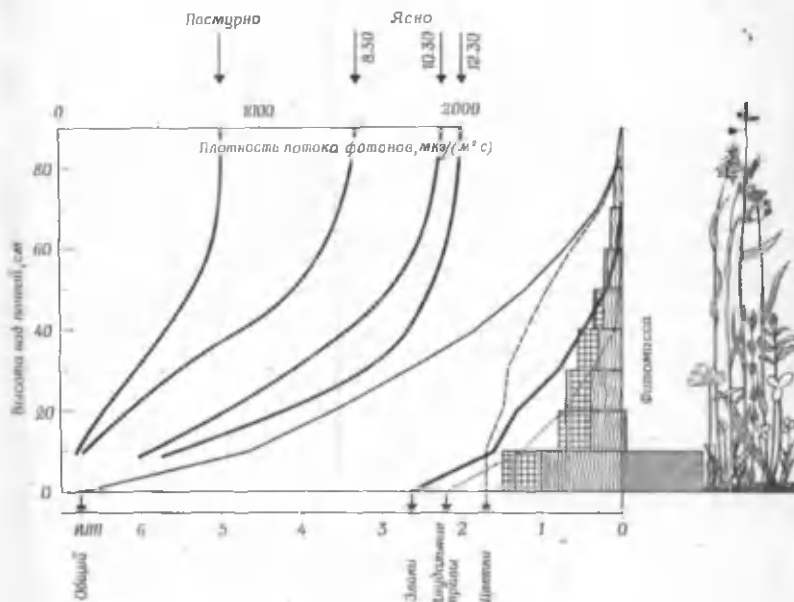


Рис. 12. Ослабление света в солнечные и пасмурные дни на лугу при увеличении кумулятивного индекса листовой поверхности (ИЛП). Индекс листовой поверхности был определен отдельно для злаков, двудольных трав и цветков. Столбик показывает распределение биомассы в травостое (фотосинтетически активные части двудольных трав обозначены штриховкой, злаков — волнистыми линиями, мертвые части растений — более густой штриховкой). (Cernuska, 1976a.)

Коэффициент экстинкции характеризует вертикальный градиент освещенности в фитоценозе. Для полей хлебных злаков, лугов и зарослей тростника с листьями, расположенными под большим углом к горизонтالي (свыше 45° более чем у $\frac{3}{4}$ листьев), коэффициент экстинкции составляет менее 0,5, и на среднем уровне травостоя освещенность уменьшается не более чем вдвое по сравнению с открытым местом (рис. 13 и 14: *злаковый тип*). Напротив, для растительных сообществ с горизонтально расположенными широкими листьями, например для клеверного поля, посева подсолнечника или высокотравного луга, коэффициент экстинкции составляет более 0,7; там уже на половине высоты тра-

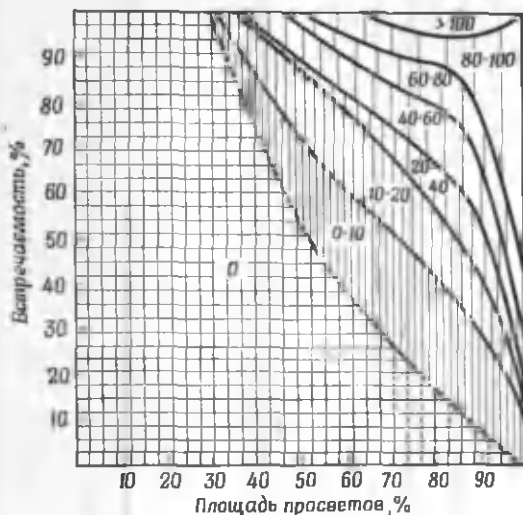
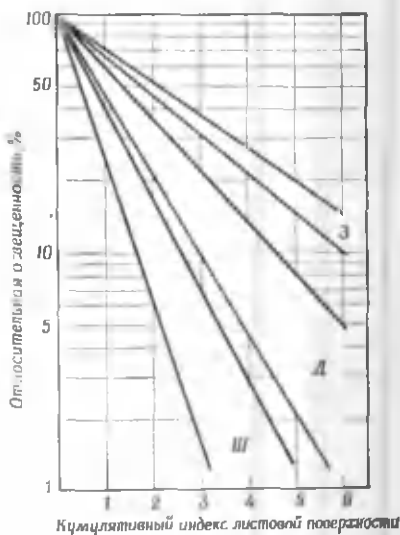


Рис. 13. Распределение фотосинтетически активного света под пологом смешанного леса в ясный летний день в зависимости от сквозистости полога. Цифрами показана интенсивность прямой ФАР под пологом в процентах от прямой ФАР на открытом месте. (По Цельникер и др., 1967.)

Рис. 14. Экспоненциальное уменьшение освещенности в различных растительных сообществах при увеличении индекса листовой поверхности (ИЛП). Кумулятивный ИЛП получается путем суммирования значений индекса отдельных расположенных друг над другом ассимиляционных поверхностей фитоценоза. В широколиственных сообществах двудольных (Ш) свет значительно ослабляется уже при низком ИЛП, в злаковых травостоях (З) освещенность снижается медленно; древесные насаждения (Д) занимают промежуточное положение (Monsi, Saeki, 1953; Kira, Shinozaki, Hozumi, 1969.)



востоя поглощается $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$ падающего света (рис. 13 и 14: двудольный тип).

Зависимость проникновения света от густоты облиствения существует и в древостоях. Леса с плотно сомкнутыми кронами деревьев и густым облиствением поглощают уже в верхнем ярусе так много света, что в пространство между стволами и на лесную

почву попадает очень мало радиации (рис. 15). В таких лесах градиент освещенности оказывается таким же или еще более крутым, чем под двудольными травами. В лесах же, образованных древесными породами со сквозистыми кронами (березы, дубы, сосны, эвкалипты), и в несомкнутых древостоях градиент освещенности такой же пологий, как и в злаковых сообществах.

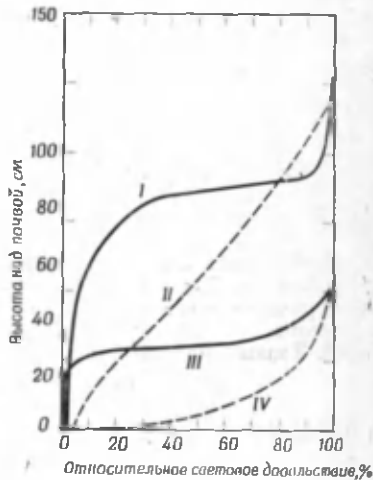


Рис. 15. Уменьшение освещенности на высотравном лугу (*Adenostyleto-Cicerbitum* (I), на трищитинниковом лугу (*Trisetum trollielosum* (II), на клеверном поле (*Trietium subtterraneum* с *Lolium rigidum* (III) и на низкотравном лугу с преобладанием белоуса и трищитинника (*Trisetum nardetosum*) (IV). В злаковых сообществах с более или менее вертикально расположенными листьями световое дощельствие снижается плавно; в сообществах двудольных трав с горизонтальными листьями уже в самых верхних ярусах происходит сильное падение освещенности. (G. Кларр, R. Кларр, 1952; Donald, 1961.)

Сезонные изменения светового дощельствия

Состояние облиствения зависит от развития растительности, поэтому распределение света на протяжении года изменяется. Это относится как к листопадным лесам, так и к травяным сообществам, в которых максимальная густота облиствения и характерный градиент радиации устанавливаются только после завершения роста побегов. В лиственных лесах в зимнем безлистном состоянии до почвы доходит 50—70% света, во время распускания листьев 20—40%, а при полном облиствении под покровом сомкнутых крон — менее 10% (рис. 16). Напочвенные растения приспособлены к сезонным изменениям светового режима. Растения нижнего яруса, цветущие ранней весной в подлеске листопадных лесов, проходят свой жизненный цикл за короткий период между таянием снега и полным облиствением древесного яруса. Молодые древесные растения, например сеянцы дуба и бука, иногда сбрасывают свою листву гораздо позднее, чем взрослые деревья, используя таким образом лучшие условия освещенности, которые создаются осенью. Под кронами вечнозеленых деревьев световое дощельствие остается низким в течение всего года; в нижнем ярусе таких лесов остаются в конце концов только спорные растения.

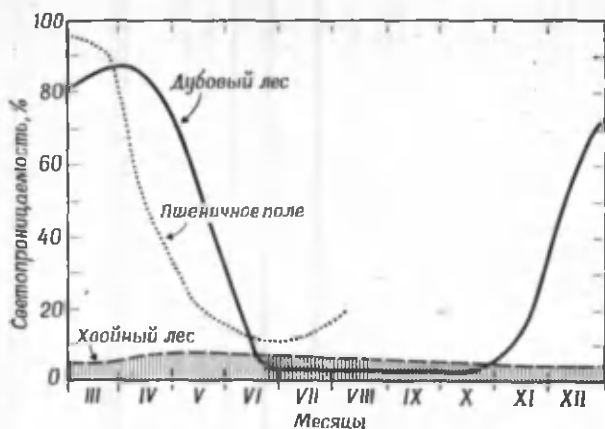


Рис. 16. Сезонные изменения проникновения света внутрь различных растительных сообществ. Под пологом крон вечнозеленого хвойного леса световое довольствие в течение всего года остается низким, в лиственном лесу оно зависит от облиствения, на пшеничном поле — от хода развития листовой поверхности. (Nägeli, Roussel, Rademacher, из Saubereger, Härtel, 1959.)

РАДИАЦИОННЫЙ КЛИМАТ ВОДОЕМОВ

Градиент радиации в воде

Вода ослабляет радиацию гораздо сильнее, чем атмосфера. Длинноволновые тепловые лучи поглощаются уже в самых верхних миллиметрах воды, инфракрасная радиация — в верхних сантиметрах. УФ-лучи проникают на глубину от нескольких дециметров до метра. Фотосинтетически активная радиация (ФАР, прежде всего с длинами волны около 500 нм) проникает до больших глубин, где царит в море сине-зеленый, а в озерах желто-зеленый сумеречный свет. Световой режим водоема зависит:

1) от условий освещения над поверхностью воды;

2) от степени отражения и рассеяния света поверхностью воды: при высоком стоянии солнца гладкая водная поверхность отражает в среднем 6% падающего света, при сильном волнении — около 10%, при низком же стоянии солнца отражение значительно увеличивается, так что большая часть света не проникает в воду; поэтому под водой день короче, чем на суше;

3) от экстинкции при прохождении лучей через воду. С увеличением глубины интенсивность радиации экспоненциально убывает. Радиация поглощается и рассеивается самой водой, растворенными веществами, взвешенными частицами почвы, детритом и планктоном. В мутных проточных водах уже на глубине более 50 см количество света может уменьшиться до 7%, т. е. до такой

же величины, как и под пологом елового леса. В прозрачных озерах 1% падающей ФАР может достигать глубины 5—10 м, так что листостебельные растения могут встречаться на пятиметровой глубине, а прикрепленные к дну водоросли — на глубинах до 20—30 м. Слой воды выше границы обитания автотрофных растений называется эвфотической зоной (рис. 17). В открытом море гра-

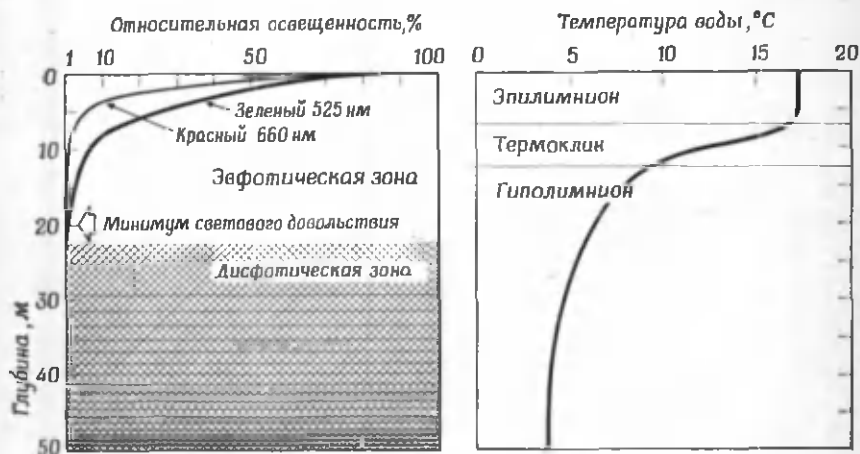


Рис. 17. Градиент радиации и температурная стратификация летом в эвтрофном озере умеренной зоны (Мондзее в Зальцкаммергуте как типичный пример). (Findenegg, 1967, 1969.)

ница эвфотической зоны лежит еще глубже: в Средиземном море в прибрежной полосе 1% радиации проникает до глубины 60 м, в прозрачных водах океана — до 140 м.

Распределение температур и стратификация плотности воды в водоемах

Вследствие поглощения радиации в самых верхних слоях воды нагреваются только эти слои. Так как теплая вода обладает меньшей плотностью, чем холодная, а вызываемые ветром течения выравнивают плотность только до определенной глубины, с началом сезона интенсивной радиации в стоячих водоемах возникает обусловленная температурой, очень устойчивая стратификация плотности (рис. 17). В озерах образуются ограниченные друг от друга массы воды, а именно более сильно освещенный, а потому более теплый и легкий поверхностный слой (эпилимнион) и лежащая под ним масса более холодной и плотной воды (гиполимнион). Переход между ними достаточно резок, поэтому пограничную

зону называют слоем скачка (термоклин). Осенью поверхностная вода охлаждается, температурная стратификация исчезает, и вода в озере полностью перемешивается. Таким образом, для температурного режима озера характерны сезонные изменения температуры в эпилимнионе и одинаковые низкие температуры в гипolimнионе. В море глубоко под эвфотической зоной имеется постоянный термоклин; дополнительный слой с резким изменением температуры образуется в определенное время года только в средних широтах. Там можно бывает также обнаружить сезонные колебания температуры в самых верхних 15—40 метрах. В экваториальной и полярной зонах температура воды в открытом море остается постоянной в течение всего года. В океанах, однако, сильное влияние оказывают морские течения.

ГЛАВА 3

УГЛЕРОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ

УГЛЕРОДНЫЙ ОБМЕН КЛЕТКИ

ФОТОСИНТЕЗ

При фотосинтезе световая энергия поглощается и преобразуется в энергию химических соединений; на 1 грамм-атом поглощенного углерода фиксируется 477 кДж (=114 ккал) энергии. В процессе фотосинтеза участвуют вызываемые светом фотохимические реакции, а также не нуждающиеся в свете чисто ферментативные (так называемые темновые) реакции и процессы диффузии, благодаря которым происходит обмен углекислотой и кислородом между хлоропластами и наружным воздухом. Каждый из этих процессов находится под влиянием внутренних и внешних факторов и может ограничивать продуктивность фотосинтеза в целом. Биоэнергетические и биохимические аспекты фотосинтеза будут затрагиваться ниже лишь постольку, поскольку они имеют экологическое значение. Предполагается, что читателю знакомы физиологические основы фотосинтеза, подробное изложение которых можно найти в учебниках физиологии растений, микробиологии и биохимии.

Фотохимический процесс (преобразование энергии)

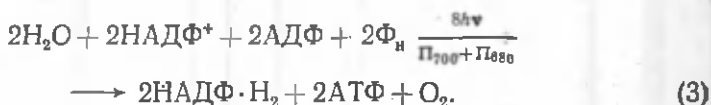
Фотохимический процесс начинается сразу же, как только хлоропласты улавливают фотосинтетически активную радиацию. В реакциях, вызываемых светом, участвуют две последовательно действующие пигментные системы — фотосистема I и фотосистема II.

Фотосистема I состоит из структурированного пигментного агрегата, содержащего главным образом хлорофилл *a* (количественное отношение хлорофиллов *a/b* от 6 : 1 до >10 : 1); реакционным центром здесь служит комплекс хлорофилла *a* с белком, имеющим максимум поглощения при 700 нм, в связи с чем этот комплекс называют также пигментом 700. Соотношение между общим хлорофиллом и пигментом 700 составляет у травянистых растений приблизительно 300 : 1, у лиственных деревьев около 450 : 1, а у вечнозеленых хвойных растений от 600 : 1 до 1500 : 1.

Фотосистема II содержит относительно больше хлорофилла *b* (отношение хлорофиллов *a/b* от 1,2 : 1 до 2 : 1), и здесь имеется комплекс хлорофилл *a* — белок с максимумом поглощения при

680 нм. Кроме того, в обеих фотосистемах содержатся добавочные пигменты — каротиноиды, а у водорослей — фикобилины.

Пигмент 700 после поглощения квантов света отдает электроны, которые используются для восстановления НАДФ⁺. Источником электронов, необходимых для обратного восстановления хлорофилла, служит фотолиз воды или другого подходящего донора электронов (например, H₂S у фотоавтотрофных бактерий). При фотолизе воды высвобождается кислород, который и выделяется при фотосинтетическом газообмене. Фотосистема II поднимает полученные при расщеплении воды электроны на более высокий энергетический уровень и передает их пигменту 700. При этом *нециклическом переносе электронов* образуется АТФ:



Электрон, отданный пигментом 700 после поглощения света, может также через ряд окислительно-восстановительных систем возвратиться к окисленной молекуле хлорофилла. Этот *циклический перенос электронов* тоже сопряжен с образованием АТФ (циклическое фотофосфорилирование):



Квантовый выход фотосинтеза

Для переноса одного электрона через обе последовательно включенные фотосистемы требуются два световых кванта, а на каждую высвобождающуюся молекулу кислорода — 8 квантов. Эту теоретически вычисленную величину *квантового расхода* для нециклического переноса электронов можно проверить в эксперименте. Интенсивность фотохимических реакций зависит от энергии квантов света, а последняя в свою очередь — от длины волны поглощаемых лучей. Квантовый выход Φ фотосинтеза, т. е. фотохимическую работу, совершенную благодаря поглощению светового кванта, выражают в молях выделенного O₂ (или иногда в молях использованной СО₂ или синтезированного углерода) на 1 моль поглощенных фотонов:

$$\Phi = \frac{\text{Фотохимическая работа (моли O}_2\text{)}}{\text{Поглощенные фотоны (эйнштейны)}}. \quad (5)$$

Квантовый выход фотосинтеза зависит в первую очередь от спектрального состава света и от плотности потока фотонов; пока радиация является единственным лимитирующим фактором, интен-

сивность фотосинтеза возрастает пропорционально плотности потока фотонов. Поэтому большой угол подъема кривой зависимости фотосинтеза от света (световой кривой) служит показателем хорошего использования квантов. Квантовый выход зависит от количества поступившей энергии, т. е. дозы радиации — произведения интенсивности поглощаемого света на продолжительность облучения. Таким образом, недостаточно знать только имеющуюся в данное время силу света, необходимо всегда учитывать и продолжительность воздействия.

При благоприятных условиях квантовый выход у растений достигает 0,05—0,1 моля O_2 на 1 эйнштейн. Однако в среднем он оказывается ниже, так как скорость фотосинтеза часто лимитируют вторичные процессы — особенно при сильном освещении, при пониженном поступлении CO_2 и при уменьшении активности ферментов в связи с процессами развития (например, со старением листьев, рис. 18). Поэтому в естественном местобитании к. п. д. использования света при фотосинтезе (см. стр. 130) бывает значительно ниже теоретической величины (равной 33%).

Продуктивность фотосинтеза и пигментный аппарат

Влияние концентрации пигментов на фотосинтез выявляется при пересчете интенсивности поглощения CO_2 на определенное содержание хлорофилла в листьях («ассимиляционное число» по Р. Вильштеттеру и А. Штоллю). При этом оказывается, что в большинстве случаев хлорофилл имеется в избытке. Пока листья остаются зелеными, эффект различия в содержании хлоро-

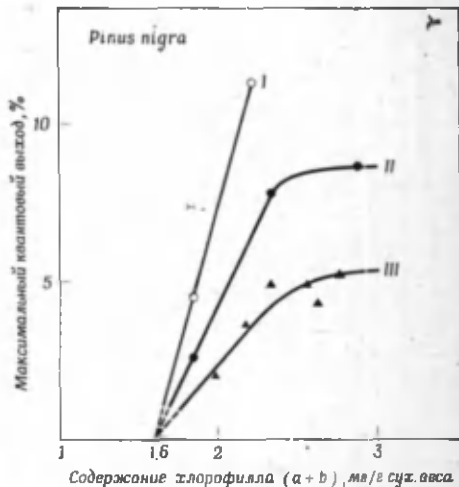


Рис. 18 Максимальный квантовый выход фотосинтеза *Pinus nigra* в течение года в зависимости от содержания хлорофилла и от возраста хвои (I — молодая хвоя, II — однолетняя, III — старая). Соотношение хлорофиллов a/b составляло у молодой (одномесечной) хвои — 3,9:1, у однолетней хвои — 2,4:1, у более старой хвои — 2,1:1. (El Aouni, Mousseau, 1974.)

филла при сильном освещении почти незаметен, но он отчетливо проявляется при недостаточном освещении, например в естественных условиях в глубокой тени или при низком стоянии солнца. При слабом освещении концентрация хлорофилла и отношение хлорофиллов a/b сильно влияют на квантовый выход фотосинтеза (рис. 18). Если же недостаток хлорофилла настолько велик, что он уже отчетливо виден невооруженным глазом, то продуктивность фотосинтеза снижается и при сильном освещении (рис. 19).

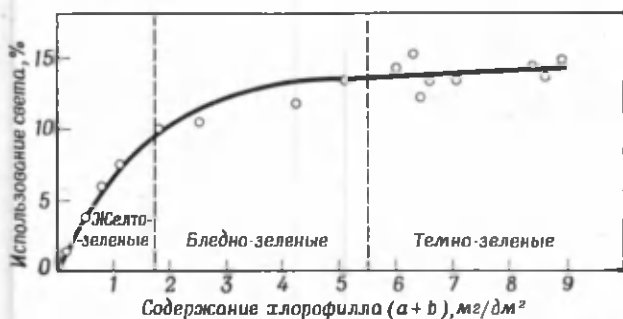


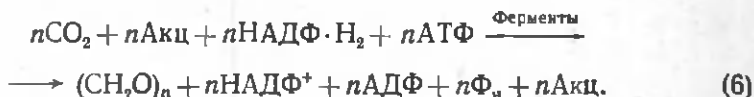
Рис. 19. Влияние содержания хлорофилла в листьях на степень использования света для фотосинтеза. (Gabrielsen, 1948.)

Недостаток хлорофилла наблюдается иногда в начале разворачивания листьев и всегда проявляется осенью, когда листья желтеют, а также при пожелтении листьев в результате нарушения баланса минеральных веществ (хлорозы, вызванные недостатком отдельных элементов, стр. 171—174), при засухе, после инфекций или воздействия вредных газов. Наконец, недостаток хлорофилла может быть обусловлен генетически, как, например, у мутантов с пестрыми или желтыми листьями.

Пигментный аппарат приспособливается к световому режиму местообитания. Теневые листья деревьев содержат больше хлорофилла, чем световые; кроме того, отношение хлорофиллов a/b у световых листьев сдвинуто в пользу хлорофилла a (см. табл. 1). Это относится и к водорослям, выросшим при слабом освещении. У водных растений возможно, кроме того, еще одно приспособление к изменению спектрального состава света с увеличением глубины. С помощью дополнительных пигментов, особенно фикобилинов и каротиноидов, у них достигается хроматическая адаптация. У красных водорослей, которые обычно живут на большей глубине, получая только синевато-зеленый свет, световую энергию поглощает фикоэритрин, который затем передает ее через фикоциан хлорофиллу.

**Фиксация и восстановление двуокиси углерода
(превращение веществ)**

Полученные в первичных реакциях энергия и восстановители используются для поднятия энергетического уровня углерода путем превращения CO_2 в углеводы. Эта реакция происходит в стро-ме хлоропластов. Она начинается с присоединения поглощенной CO_2 к акцептору, который распадается после карбоксилирования на более мелкие молекулы, восстанавливающиеся в конце концов до триоз. Восстановление углекислоты можно представить следующим суммарным уравнением:



Интенсивность карбоксилирования, т. е. скорость переработки поглощенной CO_2 , лимитируется главным образом притоком CO_2 , концентрацией акцептора и активностью ферментов, которая зависит от температуры, от состояния набухания протоплазмы, от условий минерального питания и от стадии развития и активности растения.

**Пентозофосфатный путь ассимиляции CO_2
(цикл Кальвина — Бенсона)**

У большинства растений акцептором CO_2 , необходимым для осуществления темновой фазы фотосинтеза, служит пентозофосфат — рибулозо-1,5-дифосфат (РуДФ). Карбоксилирование катализируется ферментом РуДФ-карбоксилазой (карбоксидисмутазой). Продукт реакции, содержащий 6 атомов углерода, тотчас же распадается на две молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК). Это соединение содержит 3 атома углерода, поэтому говорят о C_3 -пути ассимиляции CO_2 . 3-ФГК восстанавливается через ряд промежуточных реакций с использованием АТФ и НАДФ $\cdot\text{H}_2$ до 3-фосфоглицеринового альдегида (3-ФГА) (рис. 20). При этом поглощенная CO_2 поднимается на энергетический уровень углевода. 3-ФГА поступает в пул углеводов с молекулами различной длины (C_3 — C_7), из которого через рибулозо-5-фосфат (РуФ) регенерируется в конце концов акцептор. Этот пул углеводов составляет также исходные вещества для дальнейших ассимиляционных процессов, например для образования C_6 -сахаров и других продуктов фотосинтеза (карбоновых кислот, аминокислот).

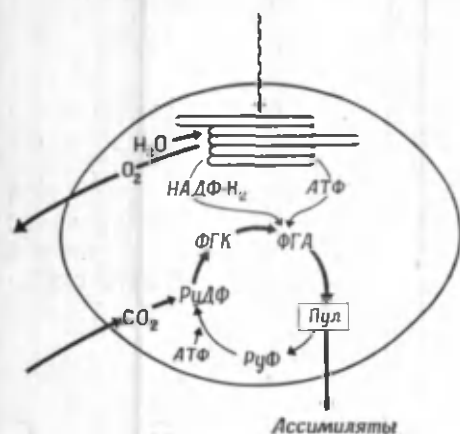


Рис. 20. Упрощенная схема фиксации CO_2 и образования ассимилятов при участии цикла Кальвина — Бенсона у C_3 -растений. РДФ — рибулозо-1,5-дифосфат; ФГК — 3-Фосфоглицериновая кислота; ФГА — 3-фосфоглицериновый альдегид; пул — промежуточные соединения от C_5 до C_7 ; РДФ — рибулозо-5-фосфат; ассимиляты: углеводы, карбоновые кислоты, аминокислоты.

Путь дикарбоновых кислот при ассимиляции CO_2 у высокопродуктивных растений (путь Хэтча — Слэка — Корчака)

При сравнительном изучении продуктивности фотосинтеза было впервые обнаружено на примере сахарного тростника, что интенсивность фотосинтеза некоторых растений достигает чрезвычайно высоких величин, причем эти растения используют к тому же и свет наибольшей интенсивности. Впоследствии было найдено почти 500 видов покрытосеменных растений по меньшей мере из 13 семейств, а также водорослей (например, сине-зеленая водоросль *Anacystis nidulans*) с особенно высокой фотосинтетической способностью. Много высокопродуктивных растений встречается прежде всего среди Poaceae (кукуруза, некоторые виды проса, многие злаки саванн), Cyperaceae, Aizoaceae, Portulacaceae, Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Euphorbiaceae и Asteraceae, причем в некоторых родах (например, *Atriplex*, *Euphorbia*, *Cyperus*, *Panicum*) только определенные виды принадлежат к данному типу. Большинство высокопродуктивных растений происходит из жарких областей и иногда из районов с засушливыми периодами, многие являются высокоурожайными культурными видами или особенно злостными сорняками. Если дать возможность этим растениям ассимилировать в замкнутом пространстве при ярком освещении, то они будут до тех пор извлекать из воздуха CO_2 , пока ее содержание не снизится до 20 ч. на млн. или еще меньшей величины. У всех остальных растений поглощение CO_2 прекращается, как только содержание CO_2 в наружном воздухе падает до 50—80 ч. на млн. (табл. 2). Таким образом, высокопродуктивные растения лучше используют скудные ресурсы

Таблица 2. Характерные признаки растений с различными типами фиксации CO₂ (по данным Black, 1973; Laetsch, 1974; Elkin a. Park, 1975; Tieszen a. Wieland, 1975)

Признак	C ₃ -растения	C ₄ -растения	Растения типа САМ
Строение листьев	Слоистый мезофилл, паренхимные обкладки проводящих пучков	Мезофилл расположен радиально вокруг хлоренхимных обкладок проводящих пучков (Kranztyp)	Слоистый мезофилл, запасаящая ткань с большими вакуолями
Хлоропласты	С гранами	В мезофилле — с гранами; в клетках обкладки — с гранами или без гран	С гранами
Флуоресценция хлоропластов ¹	Красная > ИК	Хлоропласты с гранами: красная > ИК; хлоропласты без гран: ИК > красной	Красная > ИК
Хлорофиллы: <i>a/b</i>	≈ 3	≈ 4	≤ 3
Продуктивность	Средняя	Высокая	Низкая
Нетто-ассимиляционная способность	От слабой до высокой	От высокой до очень высокой	На свету слабая; в темноте средняя
Световое насыщение фотосинтеза	При средних интенсивностях освещения	Не достигается даже при самой сильной освещенности	При интенсивности освещения от средней до высокой
Компенсационная концентрация CO ₂ при оптимальной температуре	30—70 мкл/л	< 10 (20) мкл/л	На свету 0—200 мкл/л; в темноте < 5 мкл/л
Первичный акцептор CO ₂	РудФ	ФЕП	На свету РудФ; в темноте ФЕП
Отношение изотопов углерода, $\delta^{13}C/^{12}C$ в листе	от —20 до —40‰	от —10 до —20‰	от —10 до —35‰
Первые продукты ассимиляции CO ₂	C ₃ -кислоты (3-ФГК)	C ₄ -кислоты (малат, аспартат)	На свету 3-ФГК; в темноте малат
Депрессия фотосинтеза под действием O ₂	Есть	Нет	Есть
Выделение CO ₂ на свету (наблюдаемое фотодыхание)	Есть	Нет	Нет
Отток ассимилятов	Медленный	Быстрый	Непостоянный

¹) Красная флуоресценция: $\lambda = 680-700$ нм; ИК-флуоресценция: $\lambda = 710-730$ нм.

²) $\delta^{13}C/^{12}C = \left(\frac{^{13}C/^{12}C \text{ в пробе}}{^{13}C/^{12}C \text{ в стандарте}} - 1 \right) \cdot 1000$.

CO_2 , чем остальные виды. Это удается им благодаря тому, что роль акцептора CO_2 выполняет у них фосфоенолпируват (ФЕП, рис. 21). Связывание CO_2 с ФЕП катализируется ферментом ФЕП-карбоксилазой, который благодаря большому сродству к CO_2 работает даже при очень низких концентрациях CO_2 . В результате карбоксилирования ФЕП образуется щавелевоуксусная кислота (оксалоацетат, ОксАц), которая может превращаться в

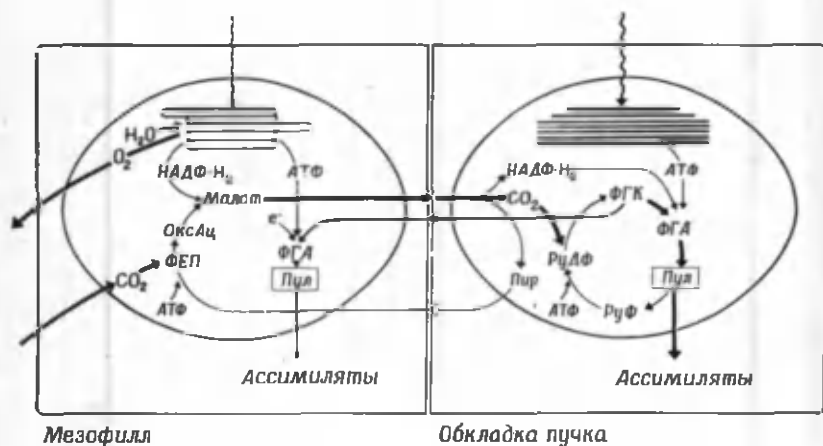


Рис. 21. Сильно упрощенная схема фиксации CO_2 по пути Хетча—Слэка—Корчака у C_4 -растений. ФЕП—фосфоенолпируват, ОксАц—оксалоацетат, ФГК—3-фосфоглицериновая кислота; ФГА—3-фосфоглицериновый альдегид; РуФ—рибулозо-5-фосфат; Пир—пируват. ФГК образуется также в результате присоединения CO_2 к C_2 -соединениям, которые содержатся в пуле; регенерация ФЕП из ФГК при отнятии воды на схеме не показана.

аспарагиновую кислоту (аспартат) или восстанавливается при участии $\text{НАДФ}\cdot\text{H}_2$ -зависимой малатдегидрогеназы до яблочной кислоты (малата).

Щавелевоуксусная, яблочная и аспарагиновая кислоты являются дикарбоновыми кислотами с 4 атомами углерода, поэтому данный вид фиксации CO_2 называют путем C_4 -дикарбоновых кислот. Малат и аспартат перерабатываются в гексозу не в той же самой клетке, а переходят в соседние клетки, специализированные для использования этих первичных продуктов фиксации CO_2 . Эта биохимическая специализация тканей выявляется и анатомически. У некоторых *Росеае* (многие виды подсемейств *Panicoidae* и *Aristidoideae*) клетки мезофилла обладают хлоропластами с нормальными тилакоидами гран, содержат мало крахмала и распо-

ложены радиально вокруг накапливающих крахмал обкладок сосудистых пучков; в хлоропластах таких обкладок структура гран едва различима. У остальных «С₄-растений» тоже иногда встречается пространственное разделение между клетками мезофилла, образующими малат или аспартат, и кольцеобразно расположенными вокруг проводящих пучков клетками обкладок, однако лишь у немногих видов отмечается диморфизм хлоропластов. Малат, поступивший в хлоропласты клеток обкладки, расщепляется специфической малатдегидрогеназой на СО₂ и пируват (Пир), аспартат декарбоксилируется НАД-малатдегидрогеназой и ФЕП-карбоксикиназой. Отщепляемый при этом водород используется для загрузки восстановительного эквивалента. Высвобождающаяся СО₂ связывается РудФ и перерабатывается в цикле Кальвина. Пируват, будучи побочным продуктом, возвращается в клетки мезофилла и может служить для регенерации ФЕП. Так как клетки обкладки сосудистого пучка тоже непосредственно поглощают СО₂, в них увеличивается количество 3-ФГК, которая также может оттекать в клетки мезофилла, где она восстанавливается до 3-ФГА.

Эта сложная на первый взгляд комбинация синтеза дикарбоновых кислот с С₃-циклом дает высокопродуктивным растениям преимущество оптимального использования СО₂: многообразные акцепторы обеспечивает полную утилизацию имеющейся СО₂ и молекул-восстановителей, образующихся в результате световых реакций.

Чрезвычайно высокое сродство к СО₂ ФЕП-карбоксилазы делает, кроме того, возможной вторичную фиксацию и немедленную реутилизацию СО₂, освобождаемой при световом дыхании (см. стр. 50), и позволяет С₄-растениям продолжать фотосинтетическую деятельность даже при высоких температурах и при закрытых устьицах (вследствие дефицита воды).

Фиксация СО₂ у суккулентных растений (суточный ритм органических кислот; обмен кислот по толстянковому типу — crassulacean acid metabolism, CAM)

Способность присоединять СО₂ к фосфоенолпирувату не является привилегией С₄-растений; эта реакция широко распространена, однако у С₃-растений она имеет очень небольшое значение по сравнению с пентозофосфатным путем. Многие суккуленты, прежде всего из семейств Liliaceae, Bromeliaceae, Orchidaceae, Cactaceae, Crassulaceae, Mesembryanthemaceae и Asclepiadaceae, поглощают в течение ночи при широко открытых устьицах большое количество двуокси углерода, которую они только на следующий день фотосинтетически перерабатывают дальше (эффект Сосюра). Как и у С₄-растений, поглощенная из атмосферы СО₂ присо-

единяется к ФЕП и переводится в малат. Наряду с этим происходят и другие реакции, при которых образуются органические кислоты путем ассимиляции поглощенной CO_2 . Эти кислоты могут расщепляться только на свету, поэтому в течение ночи они накапливаются и отводятся в клеточный сок, который в результате становится все более кислым (рис. 22 и 28). На следующее утро на свету малат вновь транспортируется из вакуоли в пластиды и там, как и у C_4 -растений, декарбоксилируется. Освобождающаяся

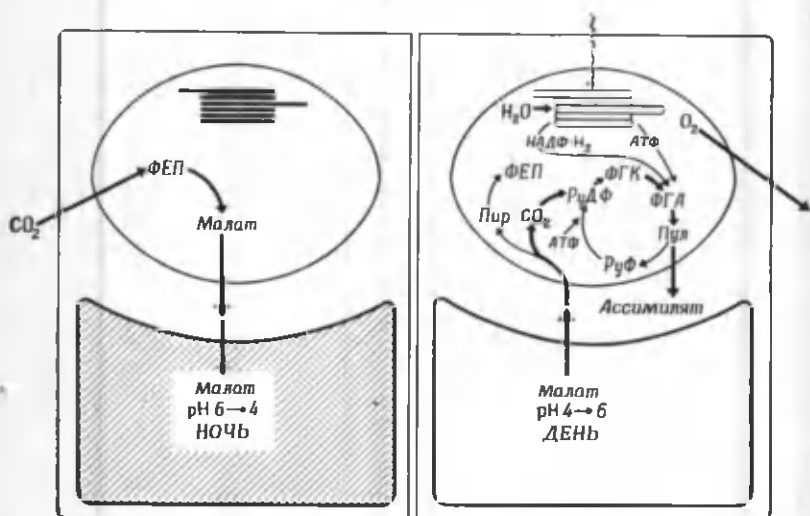


Рис. 22. Схема ночного накопления CO_2 у суккулентов и высвобождения CO_2 из малата в дневное время. Обозначения те же, что на рис. 20 и 21. (Оригинальная схема, составленная по Kluge, 1971.)

ся CO_2 акцептируется РудФ и восстанавливается до углевода, так что днем в хлоропластах суккулентов протекает обычный C_3 -цикл. По мере расходования кислот, накопленных в вакуоли, величина рН клеточного сока вновь возрастает (суточный ритм органических кислот). Таким образом, необычайно крупные вакуоли в мезофилле суккулентных листьев служат не только для запасаания воды: они содержат, кроме того, значительный резерв углерода, делающий фотосинтетическую активность растения на некоторое время независимой от CO_2 -газообмена. Для суккулентов — постоянных обитателей сухих мест — разделение во времени ночной фиксации CO_2 и переработки CO_2 на следующий день экологически выгодно; таким способом они обеспечивают себя углеродом, не подвергаясь риску чрезмерной потери воды.

ПРОЦЕССЫ ДИССИМИЛЯЦИИ

Ассимиляционным процессам противостоит диссимиляция — распад веществ, доставляющий энергию для разнообразных процессов клеточного метаболизма. Исходными субстратами здесь служат углеводы или жиры, при экзергоническом распаде которых последовательно отщепляется водород и освобождается энергия. Водород присоединяется к пиридиннуклеотидам или флавиннуклеотидам. Наибольший выход энергии связан с переносом водорода на конечный акцептор. При дыхании таким акцептором служит кислород воздуха, который получает водород через дыхательную цепь в митохондриях или в глиоксисомах (при β -окислении жирных кислот) в связи с функционированием цепи переноса электронов. При этом благодаря фосфорилированию в дыхательной цепи образуется АТФ; кроме того, высокоэнергетические фосфаты синтезируются также при фосфорилировании на уровне субстратов. При брожении водород присоединяется к органическим соединениям, способным восстанавливаться, а при *анаэробном дыхании* — к таким неорганическим акцепторам водорода, как нитрат или сульфат. Так как между водородом и кислородом существует большая разность потенциалов, чем между водородом и другими окислителями, дыхание обеспечивает значительный выход энергии, чем другие диссимиляционные процессы: оно работает с коэффициентом полезного действия 30—40%.

Расщепление углеводов и выход энергии при митохондриальном дыхании

Расщепление дыхательного субстрата — глюкозы — состоит из ряда последовательных этапов: гликолиза, декарбоксилирования пирувата, цикла лимонной кислоты (цикла Кребса — Мартиуса) и терминального окисления восстановительных эквивалентов — НАД·Н₂. Гликолиз происходит в цитоплазме, а реакции цикла лимонной кислоты и фосфорилирование, сопряженное с дыханием, — в митохондриях. Процесс в целом дает 36 молей АТФ, 2 моля ГТФ и свободную энтальпию ΔG° , составляющую —2,87 МДж (= —686 ккал) на 1 моль глюкозы.

Окислительный пентозофосфатный цикл

Наряду с расщеплением углеводов в цепи гликолиза и цикле лимонной кислоты возможен также, особенно в дифференцированных растительных клетках, распад глюкозы в результате ее прямого окисления, при котором восстанавливается не НАД⁺, а НАДФ⁺. После декарбоксилирования образуется рибулозо-5-фос-

фат, который поступает в обращенный пентозофосфатный цикл. Через пентозофосфатный цикл и пул НАДФ⁺ прямое окисление связано с темновой фазой фотосинтеза.

Фотодыхание

Гораздо более тесная связь между фотосинтезом и дыханием существует при световом дыхании (фотодыхании), под которым понимают поглощение O₂ (и выделение CO₂), наблюдаемое только

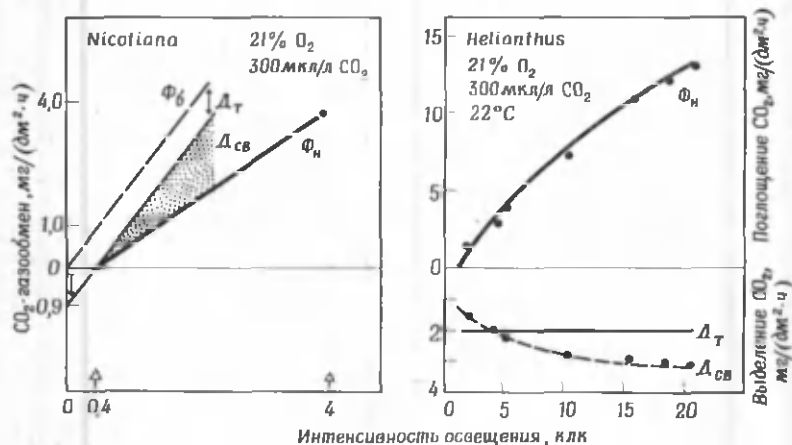


Рис. 23. Влияние интенсивности света на фотодыхание. Слева: схема отношения между грунто-фотосинтезом (Ф_б), нетто-фотосинтезом (Ф_н), световым дыханием (D_{св}) и темновым дыханием (D_т); основана на измерениях, проведенных на листьях табака. (Decker, 1957.) Справа: нетто-фотосинтез, темновое дыхание и световое дыхание листьев подсолнечника при возрастающей интенсивности освещения. (New, Krotkov, Calvin, 1969.)

у фотосинтетически активных клеток и *возрастающее с увеличением освещенности* (рис. 23); в темноте этот процесс прекращается. При фотодыхании окисляется гликолат — промежуточный продукт фотосинтеза, образующийся, по всей вероятности, в цикле Кальвина. Во всяком случае, фотодыхание зависит главным образом от образования гликолата и тем самым — от интенсивности фотосинтеза. Имеющиеся данные говорят в пользу того, что у C₃-растений образуется больше гликолата, чем у C₄-растений. Кроме того, C₄-растения способны сразу же использовать CO₂, выделяемую при фотодыхании, поэтому фотодыхание у них незаметно. Взаимодействие между процессами фотосинтеза и дыхания на свету схематически представлено на рис. 24: образующийся в хлоропластах гликолат переходит в пероксисомы, в которых осущест-

вляется первый этап фотодыхания. Пероксисомы — органеллы, сравнимые по размерам с митохондриями; они находятся в тесном контакте с хлоропластами и богаты гликолатоксидазой, ка-

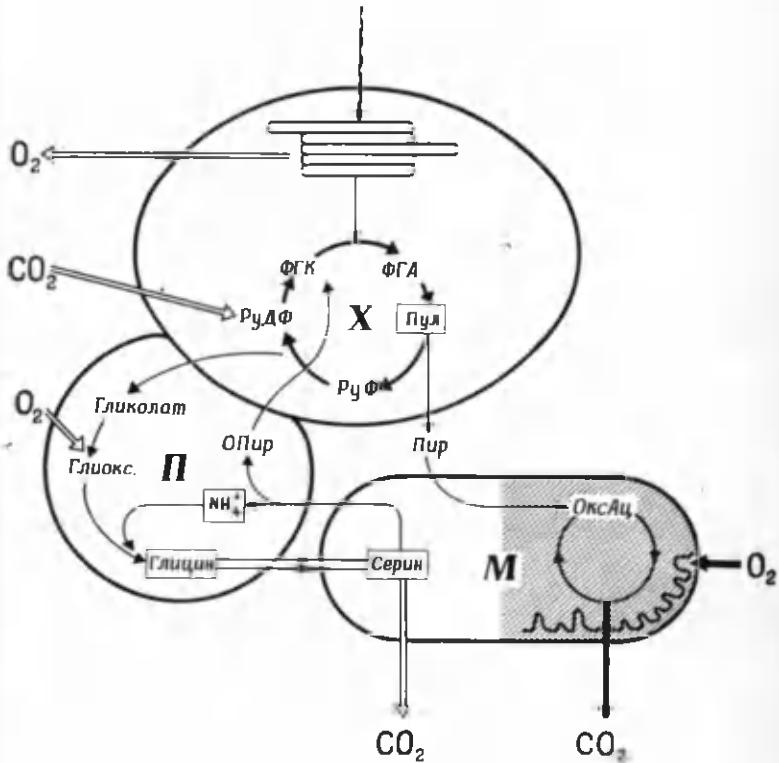


Рис 24. Упрощенная схема дыхательных процессов в автотрофных растительных клетках на свету. В хлоропластах (X) при вторичных процессах фотосинтеза образуется наряду с другими ассимилятами гликолат, который переходит в пероксисомы (П) и там окисляется при поглощении кислорода до глиоксилата (Глиокс.). Дальнейшие промежуточные продукты светового дыхания — аминокислоты глицин и серин и, наконец, оксипируват (ОПир) и фосфоглицериновая кислота (ФГК). Гликолатное дыхание частично происходит в митохондриях (М), где и на свету продолжается цикл лимонной кислоты (ОксАц).

талазой и трансминазами. В пероксисомах гликолат под действием гликолатоксидазы окисляется (присоединяя кислород) до глиоксилата. При этом образуется также перекись водорода, которая сразу же расщепляется каталазой. В результате трансмини-

рования гликоксилат превращается в глицин, который выходит из пероксисомы и поступает в митохондрию. Там две молекулы глицина соединяются (с отщеплением CO_2), образуя молекулу серина. Серин может опять переходить в пероксисомы и там после дезаминирования превращаться через оксипируват в глицерат, а затем в фосфоглицериновую кислоту. Круг замыкается, когда 3-ФГК попадает в хлоропласт и включается в цикл Кальвина. Таким образом, в гликолатном цикле участвуют хлоропласты, пероксисомы и митохондрии. Наряду с фотодыханием в митохондриях все время осуществляется цикл лимонной кислоты; кроме того, есть указания на то, что митохондриальное дыхание на свету несколько затормаживается.

Выявить и особенно измерить дыхание зеленых частей растений на свету нелегко, так как одновременно протекающие процессы фотосинтетического газообмена перекрывают газообмен, связанный с процессами дыхания в пероксисомах, митохондриях и цитозоле (выделение CO_2 за счет гликолиза и реакций окислительного пентозофосфатного цикла). Доказать, что на свету дыхание возрастает по сравнению с темнотой, впервые удалось Деккеру, который наблюдал, что сразу после затемнения растений интенсивность дыхания в течение нескольких секунд была вдвое выше, чем в последующий период. Таким образом, измеряя кратковременное интенсивное выделение CO_2 после окончания воздействия света на зеленые части растения, можно судить об уровне фотодыхания. Более точные данные об этом уровне можно получить, измеряя газообмен в атмосфере, лишенной CO_2 , используя радиоактивную CO_2 или $^{18}\text{O}_2$, специфически затормаживая синтез или окисление гликолата или определяя эффект Варбурга. О. Варбург в опытах на хлорелле показал, что высокое парциальное давление кислорода сильно понижает продуктивность фотосинтеза. Это явление можно в значительной части объяснить ускорением окисления гликолата кислородом. В отличие от темнового дыхания, которое лишь слабо реагирует на изменение содержания кислорода в пределах от 2 до 100%, фотодыхание сильно ускоряется при повышенном снабжении кислородом, а ниже 2% O_2 прекращается. Если содержание кислорода в воздухе понизить с 21 до 2%, то фотодыхание полностью выключится, тогда как поступление CO_2 в фотосинтетически активные органы увеличится на 50%. В *естественных условиях* (21% O_2 , 0,03% CO_2 в воздухе, сильное освещение, температура около 20 °C) продуктивность фотосинтеза бывает понижена примерно на 20—50% из-за потерь CO_2 , связанных с фотодыханием. Вычисляя степень использования энергии (стр. 130) и экономичность фотосинтеза (стр. 67), можно исходить из того, что фотодыхание при хорошей освещенности у C_3 -растений в 1,5—3,5 раза больше, чем темновое дыхание.

СО₂-ГАЗООБМЕН РАСТЕНИЯСО₂- И О₂-ГАЗООБМЕН КАК ДИФфуЗИОННЫЙ ПРОЦЕСС

Углеродный обмен клетки связан с внешней средой посредством газообмена. При фотосинтезе хлоропласты потребляют СО₂, запас которой должен пополняться, и высвобождают кислород. Наряду с этим клетки днем и ночью поглощают необходимый для дыхания кислород и выделяют двуокись углерода. По изменению среды, где находятся ассимилирующие листья, можно обнаружить тот из двух конкурирующих процессов, который в данный момент происходит с большей интенсивностью. Днем, как правило, потребление СО₂ для фотосинтеза (Φ) больше, чем выделение СО₂ при дыхании. Дыхание на свету (Д_{св}) складывается из фотодыхания и митохондриального дыхания. Если определяют чистое поглощение СО₂ листьями, то говорят о наблюдаемом фотосинтезе или нетто-фотосинтезе (Φ_н):

$$\Phi_n = \Phi - D_{св} \quad (7)$$

Если интенсивность фотосинтеза понижается, то может наступить момент, когда фотосинтез будет в точности компенсировать одновременно идущее дыхание. При дальнейшем снижении фотосинтеза дыхание начинает преобладать, а в темноте происходит только выделение СО₂ в процессе дыхания. В темновом дыхании участвуют митохондриальные процессы и окислительный пентозофосфатный цикл.

Скорость диффузии

Газообмен между клетками и окружающей растению средой (наружным воздухом, водой) происходит путем диффузии. Этот обмен имеет огромные масштабы: для образования 1 г глюкозы необходимо поглотить 1,47 г СО₂. При стандартных условиях это количество углекислоты занимает объем 0,75 л. Так как в воздухе содержится только около 0,03 об. % СО₂, указанное количество СО₂ должно быть извлечено из 2500 л воздуха.

Для транспорта СО₂ и О₂ применим закон диффузии Фика:

$$\frac{dm}{dt} = D \cdot A \frac{dC}{dx} \quad (8)$$

Скорость диффузии (перемещение массы dm за промежуток времени dt) зависит от константы диффузии D и, кроме того, будет тем больше, чем круче градиент концентрации dC/dx в направлении диффузии x и чем больше поверхность обмена A . Константа диффузии специфична для каждого вещества; она изменяется также в зависимости от среды, в которой происходит диффузия: в воздухе СО₂ и О₂ могут диффундировать примерно в 10⁴ раз быстрее, чем в воде.

Для газообмена растений можно применить закон Фика в форме уравнения, выведенного П. Гаастра:

$$F = \frac{\Delta C}{\Sigma r} \quad (9)$$

Скорость диффузии (F) соответствует интенсивности газообмена, т. е. на свету — интенсивности поглощения CO_2 (нетто-фотосинтеза), а в темноте — скорости поглощения O_2 в процессе дыхания. Газообмену способствует крутой градиент концентрации (ΔC) между наружным воздухом и местом реакции в клетке. Газообмен уменьшается под влиянием ряда диффузионных сопротивлений (Σr). В понятие «диффузионное сопротивление» входят константа диффузии, сопротивление на поверхности раздела фаз, длина пути диффузии и его поперечное сечение.

Градиент концентрации

Если предположить, что при интенсивном фотосинтезе CO_2 в хлоропластах полностью потребляется, а при дыхании концентрация O_2 в митохондриях падает до нуля, то крутизна градиентов концентрации обоих газов зависит от их концентрации в среде, окружающей растение.

Кислорода в атмосфере гораздо больше, чем углекислоты. Поэтому у наземных растений дыхание побегов даже при высоких диффузионных сопротивлениях лимитируется недостатком кислорода только в исключительных случаях; подобные исключения касаются массивных органов с плохой газопроводимостью, например толстых древесных стволов и крупных плодов. Напротив, в зоне корней недостаток кислорода встречается чаще. Уже в самых верхних дециметрах почвы содержание кислорода быстро снижается, а на большей глубине оно доходит до половины концентрации в открытом воздухе. При неблагоприятных условиях (застой воды) содержание кислорода в почве может даже снижаться до нескольких объемных процентов. Водоемы всегда беднее кислородом, чем атмосфера. В зависимости от температуры в воде может растворяться различное количество O_2 , но не более 14,7 мг на 1 л (при 0°C), что соответствует объемной концентрации 1%; при 25°C растворимость кислорода уже вдвое меньше.

Распределение CO_2 всегда характеризуется пологими концентрационными градиентами. Как у наземных, так и у водных растений снабжение CO_2 в естественных условиях постоянно оказывается фактором, лимитирующим урожай.

Путь диффузии и диффузионные сопротивления в листе

На пути от наружного воздуха до хлоропластов двуокись углерода должна преодолеть ряд диффузионных сопротивлений. Молекулы CO_2 проникают через отверстия устьиц в систему меж-

клетников. В клеточных стенках CO_2 переходит из газообразной фазы, в которой она могла распределяться довольно быстро, в жидкую фазу. Процесс растворения значительно замедляет диффузию CO_2 . Внутри клетки растворенная CO_2 медленно движется к хлоропластам.

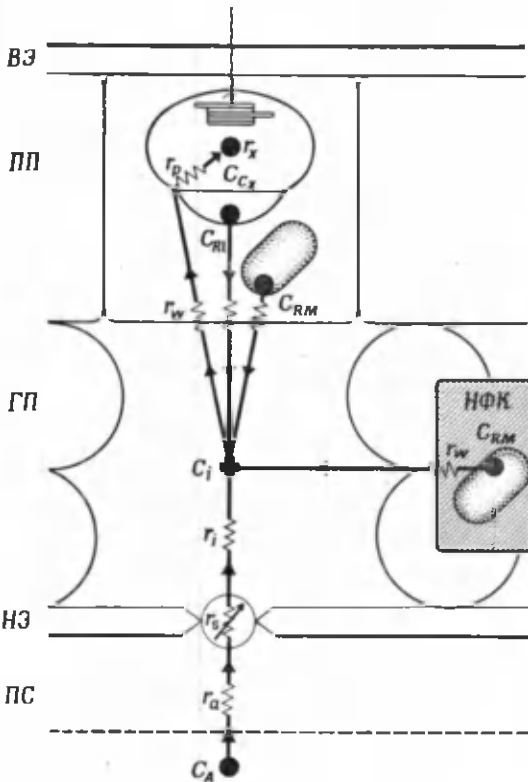


Рис. 25. Градиенты концентрации CO_2 и сопротивления ее транспорту в листе при фотосинтезе. Обозначения: ВЭ — верхний эпидермис; ПП — палисадная паренхима; ГП — губчатая паренхима; НЭ — нижний эпидермис; НФК — лишённые хлоропластов, нефотосинтезирующие клетки; ПС — пограничный слой (воздушная пленка около листа). При фотосинтезе устанавливается градиент концентрации CO_2 от наружного воздуха (C_A) через воздух межклетников (C_i) до минимума концентрации в месте карбоксилирования (C_x). В систему межклетников CO_2 поступает не только извне, но и изнутри, в результате дыхательной активности митохондрий (C_{RM}) и фотодыхания (C_{R1}). Сопротивление транспорту CO_2 включает: сопротивление пограничного слоя r_s , физиологически регулируемое устьичное сопротивление r_s , диффузионное сопротивление в системе межклетников r_i , сопротивление при растворении и транспорте CO_2 в жидкой фазе клеточной стенки (r_w) и в протоплазме (r_p). «Сопротивление карбоксилирования» обозначено r_x .

Рис. 25 дает представление о путях диффузии и встречаемых сопротивлениях около листа и внутри него. При фотосинтезе наибольшее парциальное давление CO_2 (C_A) имеет место снаружи от прилегающего к листу воздушного слоя, толщина которого зависит от величины и расположения листьев, от их опушенности и прежде всего от интенсивности движения воздуха. При полном безветрии он может иметь толщину несколько миллиметров,

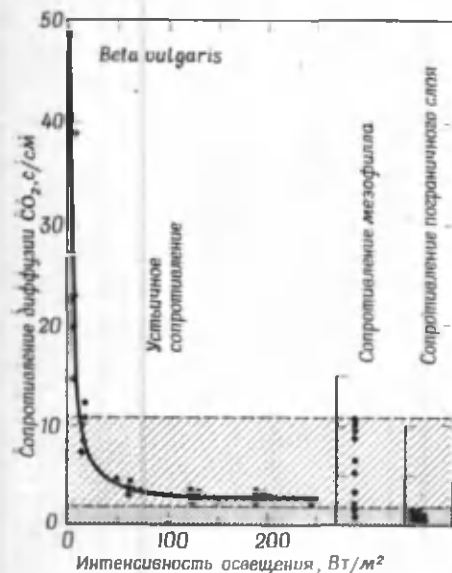


Рис. 26. Сопротивление диффузии CO_2 около листа сахарной свеклы и внутри листа. Сопротивление пограничного слоя (густая штриховка) гораздо ниже, чем два других сопротивления диффузии. При широко открытых устьицах устьичное сопротивление ниже, чем сопротивление мезофилла (редкая штриховка); только при недостатке света [здесь при $20 \text{ Вт/м}^2 \approx 0,03 \text{ кал}/(\text{мин} \cdot \text{см}^2)$], когда устьичные щели суживаются, устьичное сопротивление, безусловно, становится фактором, ограничивающим диффузию. (Gaastra, 1959.)

а сильный ветер полностью уносит его. Чем толще этот пограничный слой, тем больше создаваемое им сопротивление (r_a). В таком случае CO_2 быстрее переходит в лист, чем притекает извне, и воздушная оболочка около листа становится беднее двуокисью углерода. В лист CO_2 проникает только через устьица. Хотя показано, что при необычно высоких внешних концентрациях CO_2 способна проходить через кутикулу и клетки эпидермиса, в естественных условиях кутикулярное поглощение CO_2 наземными растениями можно не принимать в расчет. Поэтому решающим препятствием для свободного поступления CO_2 в лист часто бывает устьичное сопротивление диффузии (r_s); при закрытых устьицах оно возрастает до бесконечности (рис. 26). Концентрация CO_2 в дыхательной полости и в воздухе межклетников (C_i) уже значительно ниже, чем в наружном воздухе, но еще не равна нулю. Ведь CO_2 не только поглощается из воздуха межклетников, но и выделяется в него благодаря дыханию зеленых и незеленых клеток. Точку компенсации в равновесии газообмена можно определить как та-

кое состояние, при котором $C_1 = C_A$. В таком случае даже при широко открытых устьицах газообмен прекращается. Сопротивление диффузии в системе межклетников (r_1) зависит от строения листа. Как правило, газопроводимость у теневых листьев лучше, чем у световых, а в мягких листьях лучше, чем в жестких ассимиляционных органах. Величинами примерно того же порядка, как и сопротивление диффузии в межклетниках, являются пограничное сопротивление (r_w) при переходе в жидкую фазу в клеточных стенках и диффузионное сопротивление r_p в протоплазме и хлоропластах.

Путь диффузии оканчивается в хлоропластах, где CO_2 присоединяется к акцептору. Крутизна градиентов CO_2 , а тем самым и поступление CO_2 определяются в конечном счете скоростью переработки этого вещества. Карбоксилирование может отставать от световых реакций фотосинтеза и становиться «узким местом», лимитирующим скорость процесса в целом. В литературе это иногда называют «сопротивлением карбоксилирования» (r_x), но это, собственно говоря, уже не диффузионное сопротивление. Так как ФЕП-карбоксилаза катализирует связывание CO_2 гораздо эффективнее, чем РудФ-карбоксилаза, «сопротивление карбоксилирования» у C_4 -растений значительно меньше, чем у C_3 -растений.

Регулирование газообмена устьичным аппаратом

Способность открывать устьица

Устьичный аппарат служит важнейшим регулятором процесса диффузии. Изменяя ширину устьичных отверстий, растение одновременно контролирует как поступление CO_2 в лист, так и потерю воды путем транспирации.

Количество, распределение, размеры, форма и подвижность устьиц — это видовые признаки, которые изменяются также в зависимости от местообитания; бывают и индивидуальные различия (табл. 3). Для устьичного сопротивления решающее значение имеет *площадь отверстий устьиц*. С ее уменьшением устьичное сопротивление диффузии экспоненциально возрастает в соответствии с гиперболической функцией. Поэтому обратная величина $1/r_s$ — устьичная проводимость — прямо пропорциональна площади устьичных щелей (рис. 27). Максимальная способность открывать устьица, которая зависит от формы замыкающих клеток и от особенностей их оболочек, определяет верхнюю границу возможной диффузии газов, которую выражают количественно через минимальное r_s . Наибольшая способность открывать устьица свойственна травянистым двудольным и листовым деревьям с рыхлой кроной, несколько меньше она у остальных мягколиственных де-

ревьев и у злаков и особенно мала у жестколистных вечнозеленых деревянистых растений.

Объем газообмена через устьица зависит от «относительной площади пор», т. е. от суммы площадей устьичных щелей в рас-

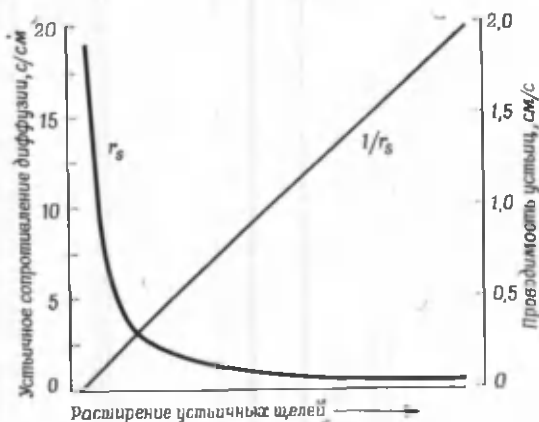


Рис. 27. Отношение между шириной устьичных щелей, устьичным сопротивлением диффузии и проводимостью устьиц. (Burgows, Milthorpe, 1976.)

чете на соответствующую листовую поверхность. Этот показатель вычисляют, умножая густоту расположения устьиц (число устьиц на 1 мм² листовой поверхности) на максимальную площадь усть-

Таблица 3. Густота расположения устьиц, ширина устьичной щели и «относительная площадь пор» на нижней стороне листа у различных растений (по данным Stocker, 1929, 1971, 1972; Meidner и Mansfield, 1968)

Растения	Густота расположения устьиц (число их на 1 мм ² листовой поверхности)	Длина устьичной щели, мкм	Максимальная ширина устьичной щели, мкм	«Относительная площадь пор», % листовой поверхности
Злаки	50—100 (30)	20—30	≈ 3	0,5—0,7
Травянистые теневые растения	40—100 (150)	15—20	5—6	0,8—1,2
Травянистые двудольные солнечных местообитаний	100—200 (300)	10—20	4—5	0,8—1
Листопадные деревья	100—500	7—15	1—6	0,5—1,2
Вечнозеленые жестколистные растения	100—500	10—15	1—2	0,2—0,5
Кустарники пустынь	150—300	10—15	—	0,3—0,5
Хвойные деревья	40—120	15—20	—	0,3—1
Тропические лесные деревья	20—60	10—20	5—10	0,2—0,6

ичной щели. Таким образом, «относительная площадь пор» определяет максимальное поперечное сечение, через которое осуществляется газообмен. У большинства растений отверстия устьиц занимают 0,5—1,5%, как исключение — до 3% поверхности листа. У вечнозеленых жестколистных растений кустарничковых пустошей и маквиса ввиду их незначительной способности открывать устьица «относительная площадь пор» особенно мала.

Движения устьиц

Степень открытия устьичных щелей и связанное с ней устьичное сопротивление диффузии зависят от изменений внешней среды и внутреннего состояния растения. Из внешних факторов на ширину устьичных щелей больше всего влияют свет, температура, влажность воздуха и условия водоснабжения, а из внутренних факторов — парциальное давление CO_2 в системе межклетников, состояние гидратации растения, ионный баланс и фитогормоны, из которых гиббереллиновая кислота и цитокинины способствуют открытию устьиц, а абсцизовая кислота — закрытию. Кроме того, на состояние устьиц влияют возраст листьев и стадия развития растения (вегетативная или репродуктивная фаза жизненного цикла), а также эндогенные суточные ритмы.

На свету устьица открываются при хорошем водоснабжении тем шире, чем больше интенсивность освещения. М. Стальфельт (Stålfelt), который очень обстоятельно изучил зависимость устьичных движений от различных факторов, назвал этот механизм «фотоактивным открыванием».

Вторым, очень важным для состояния устьиц фактором является **углекислота**. Ее влияние отчетливо проявляется в темноте. При содержании CO_2 в воздухе 300 ч. на млн. устьица в темноте закрыты, но при снижении концентрации CO_2 они открываются. При этом безразлично, с какой стороны эпидермиса возникает недостаток CO_2 . На свету давление углекислоты в межклетниках снижается в результате потребления ее при фотосинтезе, поэтому «фотоактивное открывание» обусловлено не только прямым, но и косвенным влиянием света — через исчезновение CO_2 . В связи с этим можно говорить о «хемотропном» компоненте регуляции устьичных движений. Решающее влияние концентрации CO_2 на степень открытия устьиц отчетливо обнаруживается у суккулентов с суточным ритмом органических кислот: эти растения открывают свои устьица ночью, когда парциальное давление CO_2 в межклетниках снижается вследствие интенсивного образования малата, и закрывают устьица, когда расщепление малата высвобождает CO_2 , которая накапливается в межклетниках перед дальнейшим использованием (рис. 28). Реакцию устьиц (чаще всего их закрытие) вызывает не только CO_2 , но и различные другие веще-

ства, например SO_2 , озон и пероксиацетилнитрат, содержащиеся в атмосфере, $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$ и фунгицид фенолмеркурацетат, который поэтому применяют как ингибитор транспирации (антитранспирант). На состояние устьиц влияют также токсические выделения листовых паразитов (например, фитотоксин гриба *Helminthosporium maydis*).

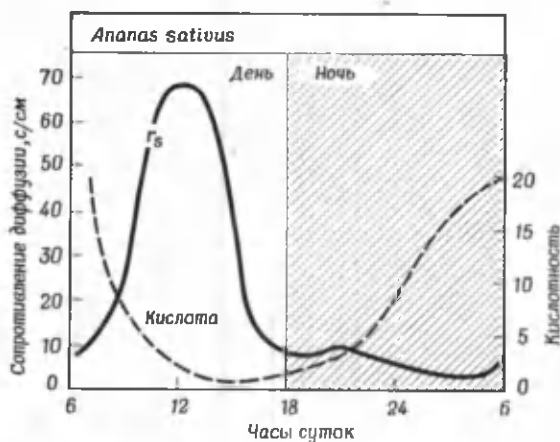


Рис. 28. Суточные изменения устьичного сопротивления диффузии и содержания кислот в клеточном соке листьев ананаса. Утром малат расщепляется (кислотность падает) с освобождением CO_2 . Благодаря этому содержание CO_2 в межклетниках возрастает, после чего устьица хемоактивно закрываются (крутой подъем r_s). В течение дня благодаря фотосинтезу углекислота извлекается из воздуха межклетников, устьица вновь открываются. Ночью CO_2 расходуется на образование малата (кислотность повышается), содержание CO_2 в межклетниках остается низким и устьица поэтому открыты (r_s низкое). Мера кислотности — титруемая кислотность, т. е. число миллилитров 0,1 н. NaOH , необходимое для нейтрализации 5 мл клеточного сока. (Aubert, 1971.)

Температура влияет прежде всего на скорость открывания устьиц, которая зависит от выработки энергии, необходимой для процесса движения. При более высокой температуре клетки располагают большим количеством энергии, и поэтому не удивительно, что механизм открывания действует быстрее. При температурах ниже примерно 5°C устьица открываются очень медленно и не полностью (рис. 29), а при отрицательных температурах (от 0 до -5°C) остаются закрытыми. При сверхоптимальных температурах устьица также открываются не полностью, однако при большой жаре ($40-45^\circ\text{C}$) у некоторых видов ширина устьиц вновь достигает максимума.

Важным внешним фактором, регулирующим состояние устьиц, является вода. Ширина устьичных щелей увеличивается с повы-

шением тургесцентности замыкающих клеток. Как только тургор падает, щель закрывается. Стольфельт назвал такой процесс «гидроактивным закрыванием». Это неудачное выражение, так как падение тургора связано здесь не с активным процессом, а с пассивной потерей воды. Таким образом, закрывание устьиц — результат плохого водоснабжения листа. Есть указания на то, что замыкающие клетки, по крайней мере у некоторых видов, транспирируют сильнее, чем другие клетки эпидермиса. В таком случае

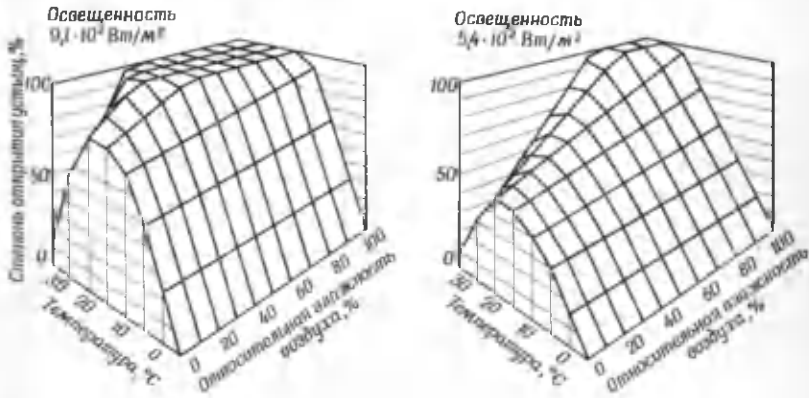


Рис. 29. Влияние света, температуры и влажности воздуха на степень открытия устьиц листьев *Ligustrum japonicum*. Состояние устьиц определялось порометрическим методом. (Wilson, 1948.)

недостаток воды становится заметным в зоне устьичного аппарата раньше, чем в остальном листе; благодаря этому при сухости воздуха (точнее, при большой разности давления водяных паров между поверхностью листа и окружающим воздухом) реакция закрывания наступает еще при достаточном водоснабжении, т. е. раньше, чем растение начнет испытывать недостаток воды. Движение воздуха создает крутые градиенты давления водяного пара около поверхности листа (ср. стр. 56), поэтому прямое влияние влажности воздуха на степень открытия устьиц проявляется особенно отчетливо *при ветре*.

Совокупное влияние всех внешних факторов обуславливает обычно не максимальную, а среднюю степень открытия устьиц, так как совпадение всех условий, способствующих их открыванию, случается редко (рис. 29). С другой стороны, полное закрытие устьичных щелей вызывают только резко неблагоприятные условия, которые тоже встречаются скорее как исключение.

Регуляция движений устьиц

Чрезвычайно чувствительную регуляцию устьичного диффузионного сопротивления можно рассматривать как кибернетическую систему с различными обратными связями, прежде всего с обратной связью через CO_2 и обратной связью через H_2O . Первая из этих связей включает изменение парциального давления в межклетниках и обеспечивает поддержание благоприятной концентрации CO_2 в листе. Таким образом, потребность управляет снабжением. Обратная связь через CO_2 срабатывает за несколько минут, т. е. чрезвычайно быстро.

Столь же быстро реагирует устьичный аппарат на колебания относительной влажности воздуха. Оба регулирующих фактора — концентрация CO_2 и давление водяного пара — управляют устьичными движениями при хорошем водном балансе растения. Как только воды начинает не хватать, ведущая роль переходит к обратной связи через H_2O . Последняя действует медленнее, чем регуляция с участием CO_2 и влажности воздуха: по мере увеличения водного дефицита устьичные щели постепенно суживаются и в конце концов полностью закрываются. Пока водоснабжение листа находится под угрозой, ширину устьичных щелей определяет только степень тургесцентности замыкающих клеток — остальные регуляторы выключены. Последние начинают вновь функционировать лишь после восстановления нормального водного баланса, причем после сильного обезвоживания могут адаптивно сдвигаться пороги потребности в воде.

Физиологический механизм движений замыкающих клеток еще не вполне выяснен, но на этот счет имеется ряд гипотез. В качестве надежного исходного пункта можно считать, что движения вызываются изменением тургора. В расслабленном состоянии щели закрыты; открывание требует затраты энергии. Повышение тургора может быть обусловлено активным транспортом ионов (прежде всего K^+ и фосфата), изменениями проницаемости и ферментативными процессами. При этом существенными факторами могли бы быть наличие достаточных количеств АТФ, процессы карбоксилирования и ферментативное превращение крахмала в сахар и обратно.

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ СПОСОБНОСТЬ И СПЕЦИФИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ

Фотосинтетическая способность

При оптимальных условиях, т. е. при сильном освещении, хорошем водоснабжении, благоприятной температуре и искусственно повышенном до 0,3—1 об. % содержании CO_2 в воздухе, травянистые растения способны усваивать за 1 ч до 150 мг CO_2 на 1 дм²

листовой поверхности. При этом достигается предел карбоксилирующей способности («потенциального фотосинтеза»). При концентрациях углекислоты, которые в 10 раз превышают ее содержание в атмосфере, интенсивность фотосинтеза может вновь снижаться (рис. 30). Возможность повышения продуктивности фотосинтеза путем обогащения воздуха CO_2 (удобрение углекислотой) иногда используют в растениеводстве, особенно в теплицах; выра-

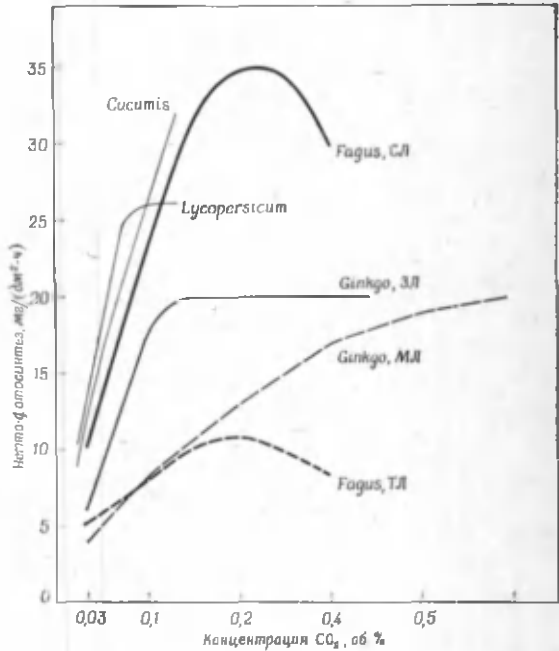


Рис. 30. Продуктивность нетто-фотосинтеза при повышенном снабжении растений углекислотой. Все измерения проводились при оптимальной температуре, с бұком и гинкго при световом насыщении, с листьями огурцов и томатов при освещенности около 10 клк. СЛ — световые листья, ТЛ — темновые, МЛ — молодые, ЗЛ — зрелые. (Gastira, 1959; Koch, 1969; Пономарева, 1960.)

живая растения при 0,1 об. % CO_2 , можно повысить интенсивность фотосинтеза зерновых культур в 2 раза, томатов, огурцов, листовых овощей и табака в 4 раза и пророст — до двух раз. В природе, где содержание CO_2 в воздухе едва ли поднимается выше 0,03—0,04 об. %, растения могут в лучшем случае связывать 80 мг CO_2 на 1 дм² в 1 ч.

Интенсивность нетто-фотосинтеза при данном состоянии растения (его развития и активности), при естественном содержании CO_2 в воздухе и при оптимальных величинах всех прочих внешних факторов мы называем *фотосинтетической способностью*.

Фотосинтетическая способность — это величина, которая получается при стандартных условиях и может быть использована для характеристики определенных конституционных типов растений, а также видов, экотипов и даже отдельных сортов. В мире расте-

Таблица 4. Средние наивысшие величины нетто-фотосинтеза при естественном содержании CO_2 в воздухе (300 ч на млн.), световом насыщении, оптимальной температуре и хорошем водоснабжении (по данным многочисленных авторов)

Группа растений	Поглощение CO_2	
	мг на 1 дм ² в 1 ч ¹⁾	мг на 1 г сухого веса в 1 ч ²⁾
Наземные растения		
<i>Травянистые цветковые растения</i>		
С ₄ -растения	50—80	60—140
Сельскохозяйственные культуры (С ₃)	20—40	30—60
Светолюбивые травы	20—50	30—80
Теневые травы и весенние геофиты	4—20	10—30
Злаки	6—12	
Пустынные растения	20—40 (60)	15—30 (50)
<i>САМ-растения</i>		
На свету	3—20	0,3—2
В темноте	10—15	1—1,5
<i>Древесные растения</i>		
<i>Листопадные деревья и кустарники</i>		
Световые листья	10—20 (25)	15—25 (30)
Теневые листья	5—10	
<i>Вечнозеленые широколиственные тропические и субтропические виды</i>		
Световые листья	8—20	10—25
Теневые листья	3—6	
<i>Жестколистные из областей с летней засухой (маквис, заросли кустарников)</i>	5—15	3—10
<i>Вечнозеленые хвойные деревья</i>	4—15	3—18
<i>Кустарнички с бороздчатыми листьями</i>	4—10	4—6
<i>Пустынные кустарники</i>	(4) 6—20	(3) 10—20
<i>Споровые растения</i>		
Папоротники	3—5	
Мхи	Около 3	2—4
Лишайники	0,5—2	0,3—2 (3)
Водные растения		
Болотные растения	20—40	
Погруженные высшие растения	4—6	Около 7
Бурые водоросли литоральной зоны	3—10	1—18
Планктонные водоросли		2—3

¹⁾ Для сравнения продуктивности разных типов растений интенсивность фотосинтеза дана в расчете на единицу листовой поверхности (учитывается лишь одна сторона листа, а не суммарная поверхность верхней и нижней сторон).

²⁾ Если рассматривают CO_2 -газообмен в связи с углеродным балансом растения, то делают пересчет на единицу массы (сухого веса ассимилирующих органов). В этом случае можно вычислить, за какое время лист усваивает количество углерода, необходимое для формирования листа с таким же содержанием С.

ний существуют огромные различия в фотосинтетической способности. Данные об этом сведены в табл. 4. Как и следовало ожидать, на первом месте стоят C_4 -растения. За ними следуют сельскохозяйственные культуры, фиксирующие CO_2 через цикл Кальвина; их высокая фотосинтетическая активность — в значительной мере результат селекции. Среди культурных растений особенно продуктивны рис, пшеница, картофель, а также подсолнечник. На последних местах стоят таллофиты.

Высокопродуктивные C_4 -растения способны усваивать в 30 раз больше CO_2 , чем мхи, лишайники или водоросли, и ассимилируют почти вдвое интенсивнее, чем большинство сельскохозяйственных культур. Среди высших растений травянистые продуктивнее древесных, а в каждой из этих двух групп теневыносливые формы усваивают углерод в 2—3 раза слабее растений солнечных местобитаний. Виды, у которых ассимилирующие органы развивают небольшую поверхность, такие, как злаки со свернутыми в трубку листьями, вересковые кустарнички с бороздчатыми листьями, хвойные, безлистные кустарники и суккуленты, слабо используют свет и характеризуются поэтому умеренной продуктивностью ассимиляции. У безлистных опробковевших побегов связывать CO_2 способна хлоренхима коры, однако этот процесс очень мало эффективен и играет некоторую роль главным образом потому, что он частично компенсирует потери на дыхание, а это может иметь экологическое значение для тех растений, которые значительную часть года находятся в безлистном состоянии. Особую группу составляют водные растения, многие из которых связывают паразитично мало CO_2 . Если даже исключить трудно сопоставимые данные для планктонных водорослей, отчетливо выявляется слабая продуктивность и у погруженных в воду высших растений. Существенной причиной этого считают то, что укореняющиеся водные растения хуже снабжаются CO_2 , чем наземные виды. Хотя пресная вода содержит примерно в 160 раз больше уголекислоты, чем воздух, в воде CO_2 передвигается к листьям в 10^4 раз медленнее, чем в воздухе к побегам наземных растений.

Видовые и сортовые различия фотосинтетической способности имеют экологическое значение, однако прежде всего они служат важной основой для селекции и выращивания сельскохозяйственных, садовых и лесных растений. Эти специфические различия связаны с активностью ферментов, а также с анатомическими особенностями листьев, с воздухопроводимостью системы межклетников и с формой и размещением устьиц.

Активность дыхания

Интенсивность дыхания у одного и того же вида растений различна в зависимости от изучаемого органа, от наличия дыхательного субстрата, от состояния развития и активности и от темпе-

ратуры. Чтобы обеспечить возможность сравнения, приводят *специфическую активность дыхания*, т. е. интенсивность дыхания, измеренную при стандартной температуре, чаще всего при 20 или 25 °С, в темноте (табл. 5).

Таблица 5. Темновое дыхание зрелых листьев летом при 20 °С (по данным различных авторов)

Группа растений	Выделение CO ₂ , мг на 1 г сухого веса в 1 ч
Травянистые культурные растения	3—8
Травянистые дикорастущие растения	
Светолюбивые травы	5—8
Теневыносливые травы	2—5
Летнезеленые лиственные деревья	
Световые листья	3—4
Теневые листья	1—2
Вечнозеленые лиственные деревья	
Световые листья	≈ 0,7
Теневые листья	≈ 0,3
Вечнозеленые хвойные деревья	
Световая хвоя	≈ 1
Теневая хвоя	≈ 0,2
Вересковые кустарнички	
Летнезеленые	2—3
Вечнозеленые	0,5—1,5

Травянистые, особенно быстрорастущие, виды дышат при одинаковых условиях вдвое интенсивнее, чем листва летнезеленых деревьев, а эта последняя — в среднем в 5 раз интенсивнее, чем вечнозеленые ассимилирующие органы. В пределах одной группы у светолюбивых растений уровень дыхания заметно выше, чем у теневыносливых. Между разными видами растений встречаются специфические различия в активности дыхания порядка 1:10—1:20. У одного и того же растения цветки и незрелые плоды дышат более интенсивно, чем листья, а корни более интенсивно, чем стебли. В ветвях и стволах деревьев к активно дышащим тканям относятся прежде всего кора, камбий и самые наружные слои клеток древесины. Если измерить при определенной температуре интенсивность дыхания различных по толщине ветвей и стволов и отнести ее к единице поверхности перидермы, то окажется, что полученные значения возрастают с увеличением толщины (рис. 31); в пересчете на единицу веса эта величина падает, так как одревесневшие стебли содержат много мертвых клеток, доля которых с увеличением толщины растет. Поэтому для органов с высоким

и очень изменчивым содержанием опорных структур рекомендуется делать пересчет интенсивности дыхания на единицу количества белка или белкового азота.

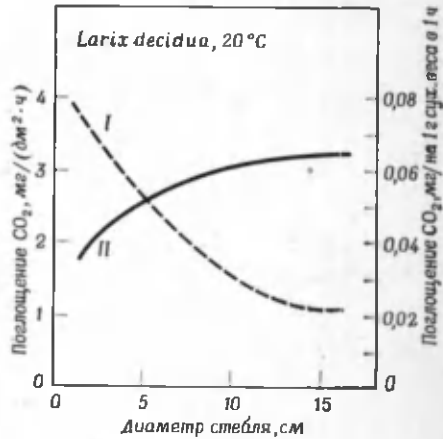


Рис. 31. Дыхание ветвей и стволов лиственницы различной толщины. С увеличением их диаметра повышается доля мертвой древесины; поэтому при расчете на единицу сухого веса интенсивность дыхания падает (кривая I), а при расчете на единицу поверхности (кривая II) выделение CO₂ увеличивается. (Tranquillini, Schütz, 1970.)

Экономичность фотосинтеза

Чистый выход нетто-фотосинтеза (Φ_n) будет наибольшим в том случае, когда высокая фотосинтетическая способность сочетается с умеренной интенсивностью дыхания (D). Это можно выразить при помощи экономического коэффициента

$$\text{ЭК}_\Phi = \frac{\Phi}{D} \approx \frac{\Phi_n + D}{D}. \quad (10)$$

Экономический коэффициент фотосинтетической способности ЭК_Φ показывает, какую долю всего продукта фотосинтеза должны выделить листья для собственного дыхания при благоприятных условиях. Поскольку брутто-ассимиляцию нельзя непосредственно измерить, можно выйти из положения, взяв в качестве приближенной величины сумму нетто-фотосинтетической способности и дыхания (при соответствующей температуре). Экономический коэффициент фотосинтетической способности характеризует максимальную возможную эффективность газообмена. Листья высших растений способны связывать в 10—20 раз больше CO₂, чем они выделяют в результате одновременно идущего темного дыхания, водоросли — в 5—25 раз больше. Если, однако, учитывать фотодыхание, то получится, что C₃-растения работают гораздо менее экономно — ЭК_Φ снижается в этом случае до 3—5; зато у C₄-растений, у которых фотодыхание даже не обнаруживается, дело обстоит очень хорошо. Таким образом, экономичность фотосинтеза определяется не только продуктивностью самого фотосинтеза, но

и экономным расходом ассимилятов. В особенно неблагоприятном положении оказываются игольчатые листья хвойных и лишайники: у тех и других значительную часть ассимилирующих органов составляют только дышащие, фотосинтетически непродуктивные ткани.

Влияние стадии развития и состояния активности на дыхание и фотосинтетическую способность

Фотосинтетическая способность и активность дыхания — величины хотя и характерные для каждого вида растений, но не постоянные. Газообмен одного и того же растения изменяется в процессе индивидуального развития и в связи с сезонными и даже суточными колебаниями активности.

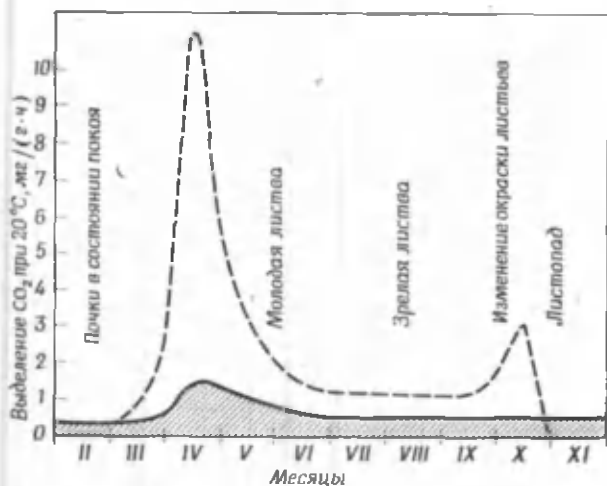


Рис. 32. Изменение темного дыхания листьев у листопадных деревьев (прерывистая линия) и у вечнозеленых древесных растений (заштрихованный участок) в зависимости от хода вегетации. (По данным Eberhardt, 1955; Pisek, Winkler, 1958; Neuwirt, 1959; Larcher, 1961; Negisi, 1966; E. Schulze, 1970.)

Молодые растения дышат более интенсивно, чем старые. Особенно высок уровень дыхания растущих частей: для осуществления большой синтетической работы протоплазма потребляет АТФ в количествах, значительно превышающих затраты при обычной жизнедеятельности. При помощи механизма обратной связи клетка способна стимулировать образование АТФ в процессе дыхания в соответствии со своими потребностями. В проростках и кончиках корней, при распускании листьев и в развивающихся плодах ды-

хание, обеспечивающее рост, в 3—10 раз больше обычного дыхания, поддерживающего жизнедеятельность. По мере дифференцировки и созревания тканей интенсивность дыхания снова сильно снижается (рис. 32). Незадолго до начала процессов распада, связанных со старением, в листьях и особенно плодах некоторых растений может наступать временный «климактерический» подъем дыхания. Это уже признак нарушенного обмена веществ, который может проявляться также в пожелтении листы и в выделении

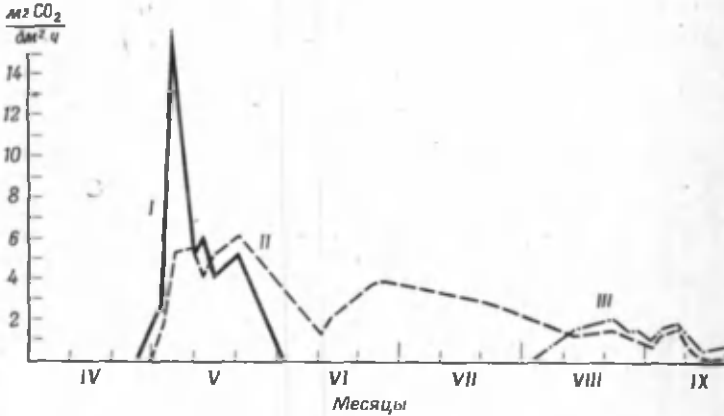


Рис. 33. Полуденная интенсивность нетто-фотосинтеза весенних (I), летних (II) и осенних (III) листьев *Pulmonaria obscura* Dumort. (Горышина, Митина, 1974.)

плодами газообразных продуктов метаболизма (например, этилена).

В ходе развития изменяется и фотосинтетическая способность. У травянистых растений отдельные листья на побеге значительно различаются в зависимости от времени разворачивания и степени дифференцировки, особенно у видов с быстрым развитием; это относится и к листьям, которые закладываются в разное время года (рис. 33). На стадии распускания почек листья еще не способны эффективно связывать CO₂; фотосинтез, особенно у хвойных деревьев, вначале настолько слаб, что дыхание превосходит его по интенсивности. Поэтому в фазе растяжения молодых побегов древесных растений измерения показывают в течение всего дня выделение CO₂ на свету; эти побеги еще не могут прокормить сами себя и должны снабжаться углеводами из более старых частей растения (рис. 34 и 36). С разворачиванием листьев быстро развивается способность к интенсивному связыванию CO₂. Полностью развитая молодая листва обладает наивысшей продуктивностью, но уже через несколько дней или недель фотосинтетиче-

ская способность ослабевает и продолжает неуклонно снижаться с возрастом листьев. У органов, ассимилирующих только в течение одного вегетационного периода, продуктивность падает быстрее, а у многолетней ливствы — более медленно и постепенно. У вечнозеленых растений из районов с холодным зимним сезоном фотосинтетическая способность листьев после каждой зимы и каждого разворачивания новой ливствы снижается (рис. 34). Если новые листья не образуются или если удалить новый прирост, то

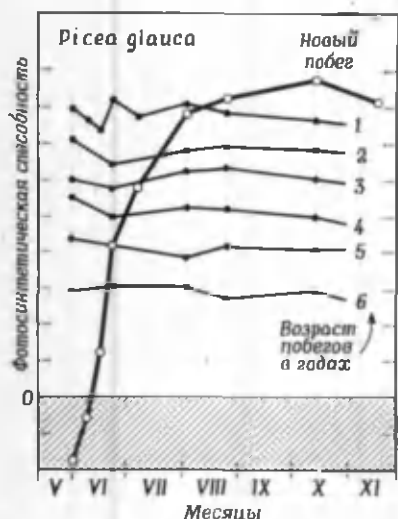


Рис. 34. Зависимость фотосинтетической способности *Picea glauca* от возраста хвои. Новая хвоя лишь постепенно приобретает полную фотосинтетическую способность; во время фазы растяжения она малопродуктивна, так что даже на свету благодаря одновременному очень интенсивному дыханию она выделяет CO_2 (заштрихованная область — выделение CO_2). В дальнейшем фотосинтетическая способность хвои снижается после каждой пережитой зимы. (Clark, 1961.)

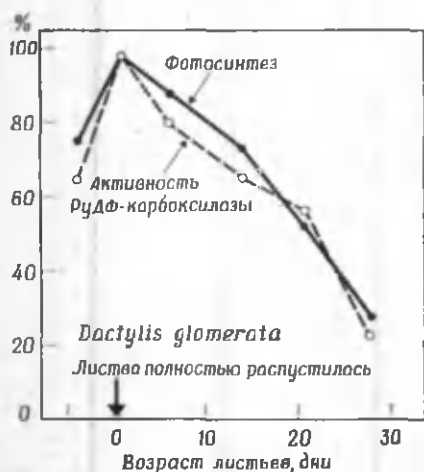


Рис. 35. Снижение фотосинтетической способности и активности РудФ-карбоксилазы с увеличением возраста листьев у ежи сборной. (Treharne, Eagles, 1970.)

это не только увеличивает продолжительность жизни более старых листьев, но и тормозит «старение» фотосинтеза.

Зависимость фотосинтетической способности от стадии развития определяется несколькими причинами. У очень молодых листьев еще не закончился рост поверхности, поэтому они не могут поглощать достаточного количества света; кроме того, они в большинстве случаев еще бедны хлорофиллом и очень интенсивно дышат. Но главное то, что процессы развития связаны с изменением активности ферментов (рис. 35), которая контролируется фитогормонами. Этим можно объяснить, почему у некоторых растений, например у *Calluna*, *Citrus* и различных видов разнотравья, максимум продуктивности фотосинтеза перемещается на генеративный период жизненного цикла (фазу цветения, образования плодов). Наконец, незадолго до отмирания или листопада фотосинтетическая способность падает до нуля еще и потому, что происходит разрушение хлорофилла или (как, например, у злаков) устьичный аппарат впадает в оцепенение.

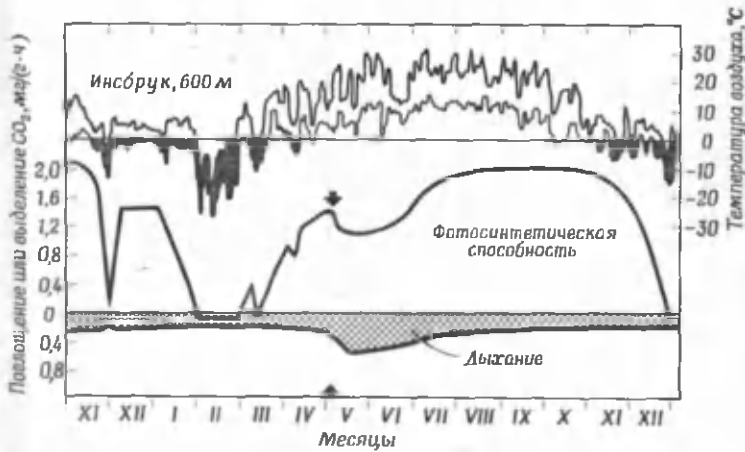


Рис. 36. Фотосинтетическая способность и активность дыхания охвоенных верхушек ветвей взрослой ели (*Picea abies*). Дыхание представлено заштрихованной областью. Ветки срезали на открытом воздухе и исследовали в лаборатории при стандартизованных условиях (фотосинтез при 12°C и 10 клк, темновое дыхание при 20°C). Как только минимальные температуры воздуха начинают регулярно опускаться ниже 0°C, проявляется их последствие — уменьшение фотосинтетической способности; если и максимум температуры остается ниже точки замерзания, то нетто-фотосинтез полностью прекращается. Во время распускания почек (стрелка) происходит временное снижение нетто-фотосинтетической способности из-за повышенного дыхания растущих верхушек побегов. (Pisek, Winkler, 1958.)

Фотосинтетическая способность и интенсивность дыхания изменяются также при смене периодов вегетации и покоя. Во время *зимнего покоя* ассимиляционная способность может снижаться в течение нескольких недель до нуля, причем одновременно ослабевает и дыхание, что говорит о торможении всего обмена веществ (рис. 36). В районах с мягкой зимой дело не доходит до полного прекращения фотосинтеза, но все же продуктивность его заметно падает (см. рис. 49).

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА CO_2 -ГАЗООБМЕН

На CO_2 -газообмен влияет целый ряд внешних факторов. Будучи фотохимическим процессом, фотосинтез непосредственно зависит от условий освещения. Темновые реакции фотосинтеза и дыхание — биохимические процессы, и их в первую очередь лимитируют температура и количество CO_2 . Определенный фактор может оказывать на тот или иной процесс *разностороннее влияние*. Например, свет служит прежде всего источником энергии для фотохимических реакций, но, кроме того, он косвенно воздействует на интенсивность фотосинтеза и CO_2 -газообмен — путем регуляции ширины устьичных щелей (доступа CO_2), через тепловой режим и через фотодыхание.

Влияние света на нетто-фотосинтез

Световая кривая

Если подвергать листья или суспензии водорослей все более сильному освещению, то поглощение CO_2 возрастает сначала пропорционально, а затем более медленно до некоторой максимальной величины. Отношение между поглощением света и нетто-фотосинтезом соответствует *кривой насыщения*. Световая кривая начинается при слабом освещении с выделения CO_2 : при дыхании освобождается больше CO_2 , чем связывается в процессе фотосинтеза (рис. 37). Затем кривая проходит через точку компенсации. При такой «компенсационной» интенсивности освещения I_k для фотосинтеза используется ровно столько CO_2 , сколько высвобождается при дыхании. Поэтому интенсивно дышащие растения нуждаются в большем количестве света для компенсации, чем растения с низким уровнем дыхания. После перехода через точку компенсации поглощение CO_2 быстро возрастает. В нижней части этого подъема наблюдается строгая пропорциональность между количеством света и продуктивностью фотосинтеза. В этой области весь процесс определяется скоростью световых реакций — чем больше квантовый выход Φ , тем круче поднимается световая кривая. При очень высоких интенсивностях света продуктивность фо-

тосинтеза увеличивается лишь незначительно или совсем не изменяется; реакция достигает *светового насыщения* (I_s) и скорость поглощения CO_2 лимитируют уже не фотохимические, а ферментативные процессы и приток CO_2 .

При сравнении световых кривых разных растений (рис. 38) прежде всего выделяются виды с фиксацией CO_2 по пути дикар-

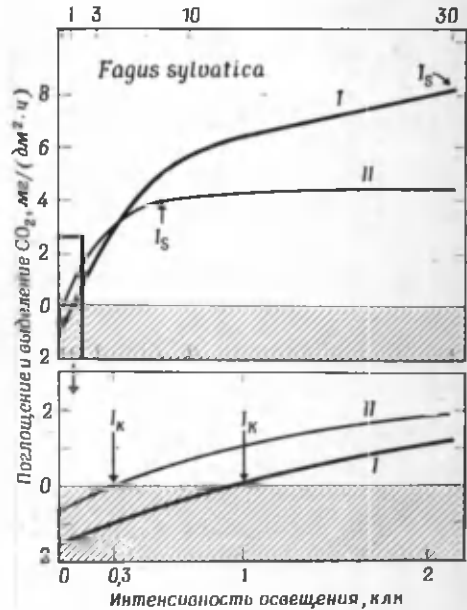


Рис. 37. Зависимость CO_2 -газообмена световых (I) и теневых (II) листьев бука от освещенности. Измерения проводились при 30°C . Область слабого света (участок, обведенный рамкой на верхнем рисунке) изображена на нижнем рисунке с растянутой абсциссой. Листья, приспособленные к теневым условиям, дышат слабее, чем световые листья, они достигают точки световой компенсации (I_k) при меньшей освещенности и к тому же лучше используют слабый свет, но у них раньше наступает световое насыщение (I_s). (Retter, 1965.)

боновых кислот. У C_4 -растений, таких, как просо и кукуруза, полное световое насыщение не достигается даже при самой высокой интенсивности света; при средней освещенности они тоже функционируют продуктивнее, чем C_3 -растения. Очевидно, ФЕП-карбоксилаза всегда, в том числе и при сильном освещении, способна «идти в ногу» со световыми реакциями. Цикл Кальвина у C_3 -растений работает далеко не так совершенно, поэтому световая кривая раньше делает изгиб, приближаясь к уровню насыщения. Есть даже такие растения, фотосинтез которых при излишней освещенности снижается и для которых имеется, таким образом, оптимум освещения. Сюда относятся главным образом споровые растения, а также семена деревьев и травянистые растения в сомкнутых лесах.

Положение кардинальных областей I_k и I_s согласуется с условиями освещения в естественном местообитании и характерно для определенных растений (табл. 6, рис. 37). Листья, выросшие в тени, дышат менее интенсивно, чем световые листья; поэтому и

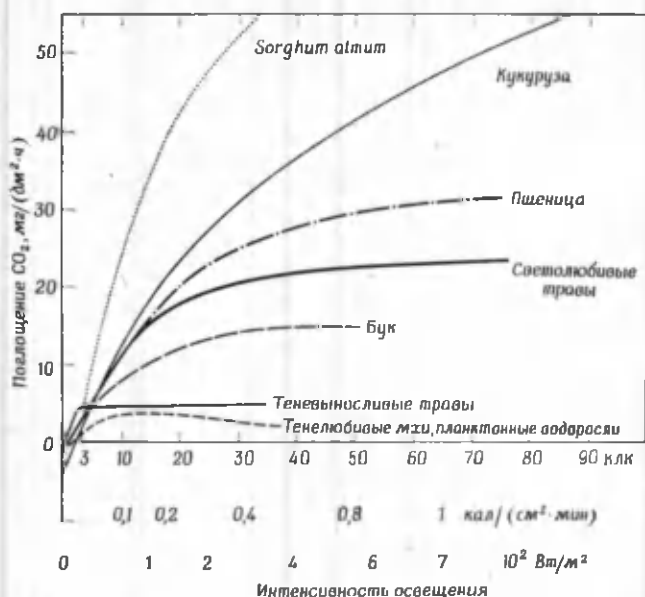


Рис. 38. Влияние света на нетто-фотосинтез различных растений при оптимальной температуре и естественном содержании CO_2 в воздухе. (Stälfert 1937; Böhning, Burnside, 1956; Gessner, 1959; Retter, 1965; Stoy, 1965; Hesketh, Baker, 1967; Ludlow, Wilson, 1971; использованы также данные многих других авторов.)

компенсация у них наступает при значительно меньшем освещении. У теневыносливых растений точка I_K обычно достигается при 0,5—1% полного дневного света. Кроме того, теневые листья лучше используют слабый свет, чем световые, и насыщение наступает у них очень рано — примерно при 10 клк [около 0,1—0,3 кал/(см²·мин)]. Светолюбивые же растения, которые при плохом освещении уступают теневыносливым, лучше используют высокую освещенность и в этих условиях обнаруживают гораздо более высокую продуктивность фотосинтеза. Поэтому сельскохозяйственные растения, от которых требуется высокая урожайность, должны быть светолюбивыми.

Влияние света в естественных условиях

Неодинаковое влияние света на фотосинтез растений разного типа можно наблюдать и в естественных условиях. Если газообмен не ограничивают другие факторы (например, водоснабжение

Таблица 6. Влияние света на нетто-фотосинтез отдельных листьев при естественном содержании CO_2 в воздухе и оптимальной температуре (по данным многих авторов)

Группа растений	Компенсационная интенсивность освещения (I_k), клк	Световое насыщение (I_s), клк
Наземные растения		
<i>Травянистые цветковые растения</i>		
Высокопродуктивные растения (C_4)	1—3	Более 80
Сельскохозяйственные культуры (C_3)	1—2	30—80
Светолюбивые травы	1—2	50—80
Теневыносливые травы	0,2—0,5	5—10
<i>Деревянистые растения</i>		
Летнезеленые лиственные деревья и кустарники		
Световые листья	1—1,5	25—50
Теневые листья	0,3—0,6	10—15
Вечнозеленые лиственные и хвойные деревья		
Световые листья	0,5—1,5	20—50
Теневые листья	0,1—0,3	5—10
<i>Мхи и лишайники</i>	0,4—2	10—20
Водные растения		
Планктонные водоросли		(7) 15—20

и температура), нетто-фотосинтез возрастает с увеличением количества радиации вплоть до области светового насыщения. Для C_4 -растений это означает, что в ясные дни они полностью используют свет даже в полдень (рис. 39 и 40). У C_3 -растений подъем интенсивности фотосинтеза прекращается, когда освещенность, изменяясь в течение дня, выходит за пределы I_s . Прохождение светлых облаков мало сказывается на интенсивности фотосинтеза светолюбивых растений, но более сильные колебания освещенности при переменной облачности оказывают заметное влияние. Фотосинтез теневыносливых растений на лесной почве и теневых листьев в кронах деревьев отражает игру солнечных лучей, проникающих через листву, лишь до тех пор, пока освещенность не превышает 10 клк. Растения, находящиеся в лесной тени, используют этот свет достаточно полно, так как под умеренно густым пологом крон (среднее световое довольствие в ярусе травянистых растений 6—16%) освещенность превышает уровень насыщения только примерно в течение $1/10$ всего светлого периода суток (рис. 41).

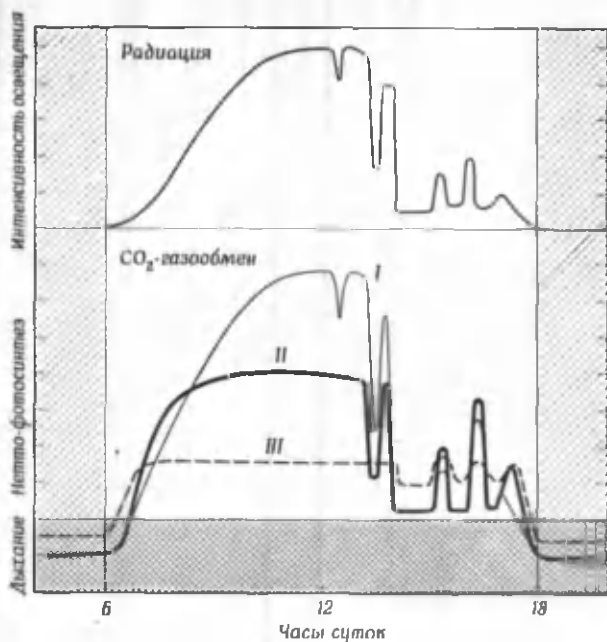


Рис. 39. Схематическое изображение дневного хода CO_2 -газообмена в зависимости от интенсивности света. C_4 -растения (кривая I) могут использовать для фотосинтеза даже наибольшие интенсивности освещения; дневной ход поглощения ими CO_2 точно соответствует ходу интенсивности радиации. У светолюбивых C_3 -растений (кривая II) фотосинтез раньше достигает светового насыщения, поэтому сильный свет используется ими неполностью. Теневые растения, которые приспособлены к хорошему использованию слабого света (кривая III), поглощают рано утром и поздно вечером, а также при временном затенении больше CO_2 , чем светолюбивые растения; сильный же свет они не могут использовать так хорошо.

Влияние света на фотосинтез растений в фитоценозе

Наблюдения над отдельными листьями могли бы привести к представлению, что свет чаще всего имеется в избытке. Однако это не подтверждается для целого растения и для растительного сообщества. Хотя отдельные листья часто располагаются так, что их пластинки повернуты в сторону наибольшего в среднем количества света, однако они лишь редко лежат перпендикулярно к прямым солнечным лучам. Таким образом, на листья одного растения в течение дня свет падает под разными углами, и лишь очень редко лист бывает освещен в максимальной степени.

В фитоценозе отдельные ярусы листьев в зависимости от расположения и степени перекрытия ассимиляционных поверхностей участвуют в общем фотосинтезе в очень различной мере. В траве-

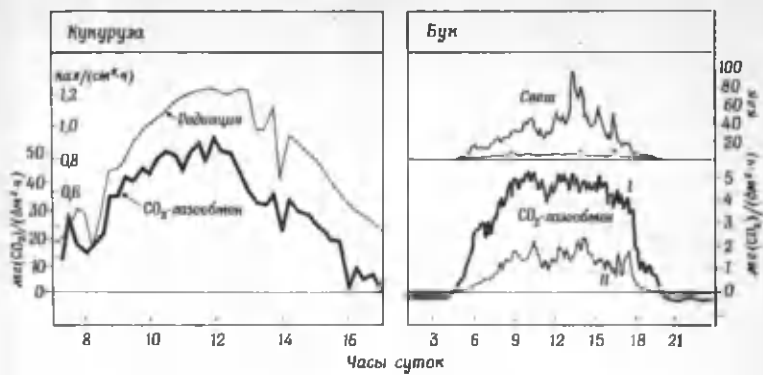


Рис. 40. Дневной ход нетто-фотосинтеза в зависимости от интенсивности освещения. У кукурузы (растение типа C_4) фотосинтез соответствует дневному ходу радиации. У световых листьев бука (кривая I) Φ_n следует за переменным освещением только примерно до 50 клк, у теневых листьев величина Φ_n изменяется вместе с кратковременными колебаниями освещенности (кривая II). (Hesketh, Baker, 1967; E. Schulze, 1970.)

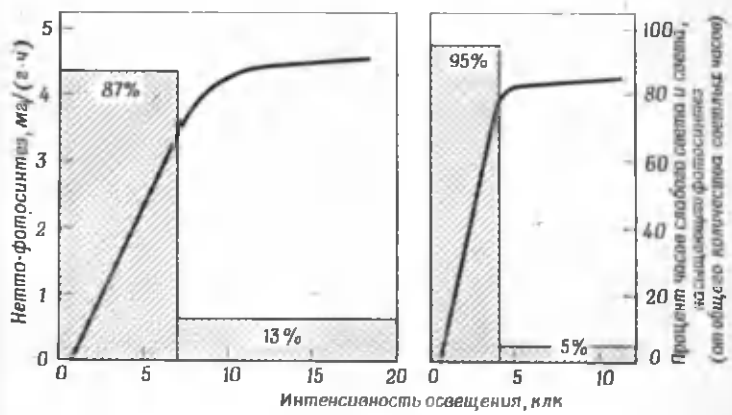


Рис. 41. Влияние света на нетто-фотосинтез сеянцев дуба в подросте. Слева: растения, выросшие при среднем относительном световом довольствии 16%. Справа: более приспособленные к тени растения, выросшие при среднем относительном световом довольствии 6%. Из рисунка можно сделать вывод, что под пологом леса только 5 и соответственно 13% всех светлых часов обеспечивают подросту световое насыщение. В остальные часы дня интенсивность освещения лежит в пропорциональной области световой кривой; в этой области свет используется полностью. (Малкина, Цельникер, Якшина, 1970.)

стое люцерны высотой 30 см в самом нижнем ярусе листьев утром освещенность переходит через точку компенсации на 2 ч позже, чем в поверхностном слое, и даже при сильной инсоляции фотосинтез в этом ярусе листьев составляет всего лишь 3% фотосинтеза при полном освещении. Даже продуктивность яруса, находящегося на половинной высоте травостоя (10—20 см над почвой), достигает лишь немногим больше 10% полной продуктивности. Сходные отношения складываются в густых кронах деревьев и в лесу под пологом крон. И там световое насыщение фотосинтеза воз-

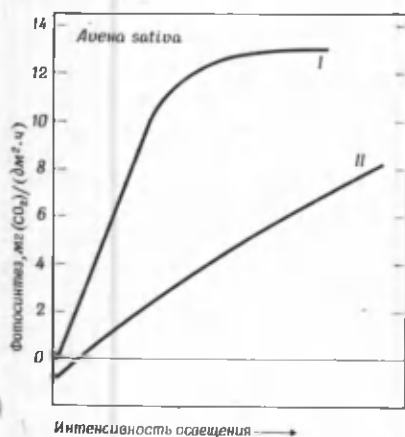


Рис. 42. Влияние освещения на нетто-фотосинтез листьев овса, освещаемых перпендикулярно падающими лучами (кривая I), и растений овса при естественном положении листьев (кривая II). Из-за косою падения света и взаимного затенения листьев растения в травостое даже при высокой общей освещенности не достигают светового насыщения. (Boysen-Jensen, 1932.)

можно только в самых наружных и самых верхних участках, а внутри крон нетто-фотосинтез при полуденном освещении не превышает 15% возможной величины. Переход через точку компенсации совершается только в поздние предполуденные часы, а обратный переход — за несколько часов до захода солнца. В фитоценозе продуктивность фотосинтеза всех растений в совокупности возрастает с увеличением освещенности медленно и вплоть до высоких величин радиации линейно. Благодаря многократному перекрыванию листьев используется свет даже максимально возможной в природе интенсивности (рис. 42).

Фотосинтез планктонных водорослей в водоемах

В эвфотической зоне водоемов, заселенной фитопланктоном, вдоль градиентов освещенности устанавливается характерная градация интенсивности фотосинтеза (рис. 43). Кривая зависимости фотосинтеза от глубины характеризуется световой кривой, в которой у водорослей имеется вместо светового насыщения оптимум, а далее идет область перенасыщения (ср. рис. 38). Поэтому

наибольшая интенсивность фотосинтеза при высоком стоянии солнца отмечается не у самой поверхности, а несколько глубже — в зависимости от силы света над водой и мутности воды на глубине 2—15 м (в озерах 2—5 м, в открытом море 10—15 м). В пасмурные дни и в бедное радиацией время года торможения

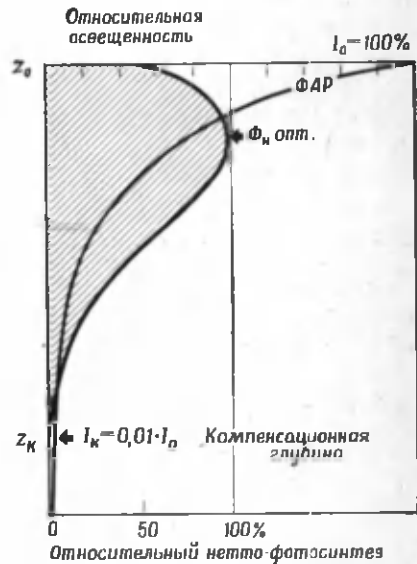


Рис. 43. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона и относительная освещенность на различной глубине. На поверхности воды (Z_0) при высоком стоянии солнца фотосинтез перенасыщен светом и поэтому немного понижен; на глубине нескольких сантиметров или дециметров освещенность становится оптимальной. На компенсационной глубине (Z_k) нетто-фотосинтез падает до нуля; освещенность составляет там всего лишь 1% от уровня Z_0 . (Talling, 1970.)

фотосинтеза светом нет и область оптимума смещается кверху вплоть до самой поверхности. В более глубоких слоях воды продуктивность фотосинтеза постепенно падает, и на каком-то уровне фотосинтез способен только компенсировать дыхание. Компенсация имеет место, как правило, на глубине, до которой проникает не более 1% света, имеющегося на поверхности (компенсационная глубина).

Зависимость фотосинтеза и дыхания от температуры

Температура влияет на процессы обмена веществ, изменяя скорость химических реакций и активность различных ферментов. Влияние температуры на скорость реакции в общем подчиняется правилу Вант-Гоффа: с повышением температуры скорость реакции k экспоненциально возрастает.

Ускорение реакции при повышении температуры на 10°C выражают посредством температурного коэффициента Q_{10} :

$$\ln Q_{10} = \frac{10}{T_2 - T_1} \cdot \ln \frac{k_2}{k_1}. \quad (11)$$

В этом уравнении $T_2 - T_1$ означает температурный интервал, а k_2 и k_1 — соответствующие скорости реакции. В небольшом диапазоне температур коэффициент Q_{10} остается довольно постоянным и составляет для большинства ферментативных реакций 1,4—2,0, а для физических процессов 1,03—1,3. Если нужно охватить влияние температур в более широком диапазоне, то следует учитывать, что Q_{10} для метаболических процессов при низких температурах больше, потому что в этих условиях, как правило, лимитирующими факторами служат ферментативные реакции, при высоких же температурах Q_{10} уменьшается, так как лимитирующее действие оказывают теперь физические процессы, например скорость диффузии.

Влияние температуры на усвоение углерода

Действие температуры на фотосинтез связано с ее влиянием на темновые реакции и на вторичные процессы, тогда как фотохимический процесс почти не зависит от температуры. Поглощение и восстановление двуокиси углерода с повышением температуры ускоряются, пока не будет достигнут некоторый оптимальный уровень, который сохраняется в довольно широком диапазоне температур. Только при большой жаре, когда начинается инактивация ферментов, а также нарушается согласованность различных реакций, фотосинтез быстро прекращается.

Влияние температуры на дыхание

С повышением температуры темновое дыхание экспоненциально возрастает. Ниже 5°C энергия активации для различных обменных реакций, участвующих в дыхании, велика, поэтому высок и коэффициент Q_{10} . У тропических растений Q_{10} при температуре ниже 10°C скачкообразно увеличивается до 3 и более. Выше $25\text{—}30^\circ\text{C}$ температурный коэффициент дыхания снижается у большинства растений до 1,5 и меньше. Наконец, при очень высоких температурах биохимические процессы протекают так быстро, что снабжение субстратом и метаболитами не может поспевать за обменом веществ, и интенсивность дыхания быстро падает (рис. 44).

Температурные границы

и температурный оптимум нетто-фотосинтеза

Зависимость нетто-газообмена от температуры определяется разностью между скоростями фотосинтетического усвоения CO_2 и процессов дыхания при той же температуре (рис. 45). Кроме того, здесь сказывается влияние температуры на ширину устьичных щелей (см. стр. 60). В определенной области температур

повышение температуры усиливает нетто-фотосинтез, а в другой области — тормозит этот процесс. Эти области определяются тремя *кардинальными точками*: *нижней границей* (температурным минимумом) нетто-фотосинтеза, *температурным оптимумом* и *верхней границей* (температурным максимумом) нетто-фотосинтеза.

Оптимальная область температур. Оптимумом можно считать область температур, при которых нетто-фотосинтез достигает бо-

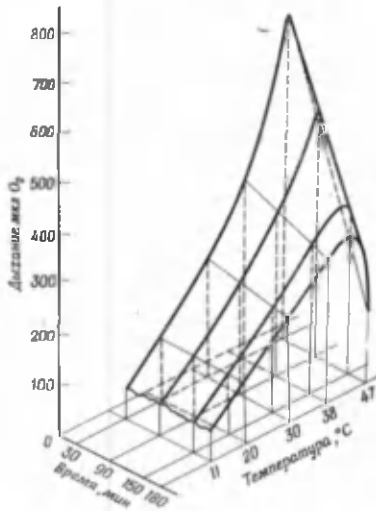


Рис. 44. Зависимость темнового дыхания листьев *Podophyllum peltatum* от длительности воздействия различных температур. (Семихатова, 1974.)

лее 90% своей максимальной величины. Температурный оптимум нетто-фотосинтеза уже, чем оптимальный интервал температур для активности важных фотосинтетических ферментов; в то время как брутто-фотосинтез еще близок к максимуму, дыхание усиливается и снижает чистую продуктивность.

У C_4 -растений оптимум продуктивности лежит при температурах выше 30 °C, в отдельных случаях даже при 50 °C, т. е. очень высоко (рис. 46, табл. 7). Таким образом, C_4 -путь ассимиляции углерода служит генотипической предпосылкой для заселения крайне жарких местообитаний. У C_3 -растений оптимум (так же как и другие кардинальные точки) зависит не столько от вида, сколько от теплового режима в естественном местообитании в период активной жизнедеятельности. Растения, произрастающие в тени, на которые лишь изредка попадают прямые лучи и которые меньше нагреваются, чем растения солнечных мест, имеют опти-

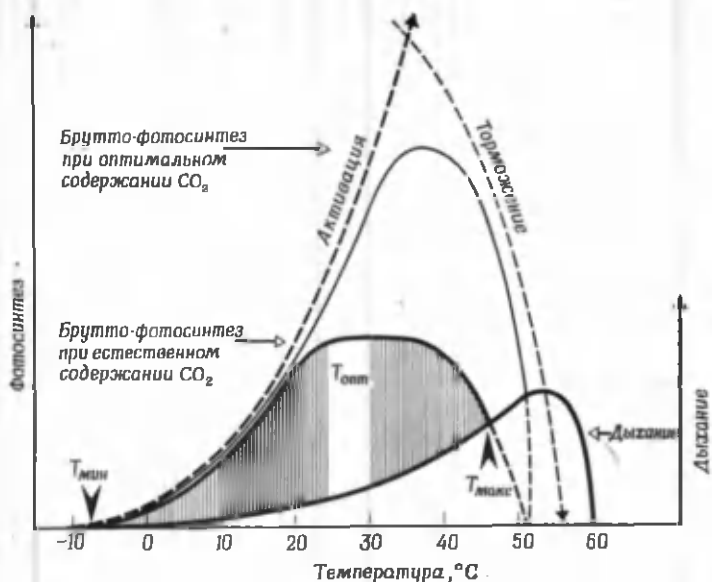


Рис. 45. Схема зависимости фотосинтеза и дыхания от температуры. Брутто-фотосинтез возрастает благодаря температурной активации участвующих в этом процессе ферментов до тех пор, пока недостаточное поступление CO₂ и тормозящие эффекты (например, несогласованное действие ферментов) не приведут к замедлению фотосинтеза. Дыхание экспоненциально возрастает в более широком диапазоне температур и быстро прекращается при высоких температурах, которые повреждают также и протоплазму (см. рис. 174). Разность между брутто-фотосинтезом и дыханием определяет уровень нетто-фотосинтеза (заштрихованная область) и положение его температурного минимума (T_{мин}), температурного оптимума (T_{опт}) и температурного максимума (T_{макс}).

мум между 10 и 20 °C; это относится также к раноцветущим и высокогорным формам, растущим в такое время года или в таких местах, для которых характерны низкие средние температуры воздуха. Напротив, травянистые растения солнечных мест, а также деревья более теплых стран достигают наивысшей продуктивности фотосинтеза между 20 и 30 °C.

У САМ-растений, прежде всего у кактусов, температура во время светового периода не имеет, по-видимому, особого значения для интенсивности фотосинтеза. Напротив, темновая фиксация CO₂ обнаруживает температурную зависимость, которая отчетливо согласуется с более низкими ночными температурами: оптимальная область для темновой фиксации CO₂ лежит между 5 и 15 °C, а выше 25 °C этот процесс прекращается. Нет ничего удивительного и в том, что лишайники, которые как в высокогорных, так и в полярных областях занимают крайние форпосты расти-

тельной жизни, приспособлены к холодному климату. Однако оптимум при низких температурах свойствен также листоватым и накипным лишайникам из более теплых стран и даже жарких пустынь. У них это приспособление тоже имеет экологический смысл, так как лишайники способны эффективно ассимилировать только при хорошем водоснабжении, т. е. после увлажнения дождем, росой или туманом и при высокой влажности воздуха. Эти условия встречаются обычно только при прохладной погоде или рано утром.

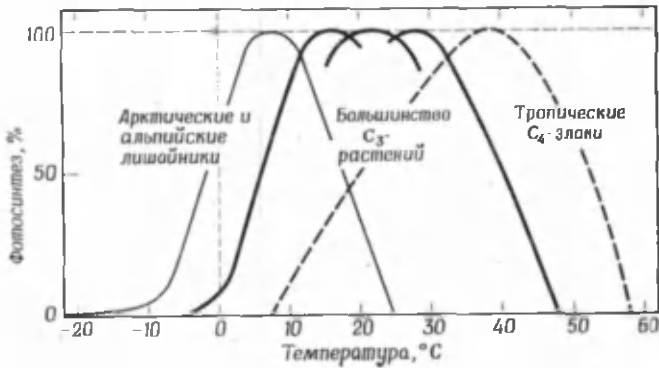


Рис. 46. Зависимость от температуры и положение кардинальных точек нетто-фотосинтеза у растений различного типа при световом насыщении. (Лишайники — по Lange, 1965; Kallio, Heinonen, 1971; C₃-растения — по данным различных авторов, из Larcher, 1969a; C₄-злаки — по Ludlow, Wilson, 1971.)

Нижняя температурная граница нетто-фотосинтеза. Тропические растения начинают продуктивно ассимилировать только при +5 или +7 °C, растения же умеренной зоны и холодных областей фиксируют CO₂ и при температурах ниже 0 °C. У высших растений поглощение CO₂ прекращается, как только ассимилирующие органы начинают замерзать, что наступает во время вегетационного периода у большинства листостебельных растений при -1 или -2 °C, а у некоторых видов, прежде всего у весенних геофитов и высокогорных растений, только при температурах от -5 до -7 °C; при таких температурах замерзают также вечнозеленые листья зимой. Иначе ведут себя многие лишайники: они могут поглощать CO₂ и тогда, когда их талломы частично замерзают; у некоторых видов была продемонстрирована ассимиляция CO₂ при температурах до -25 °C.

Верхняя температурная граница нетто-фотосинтеза. При перегреве продуктивность фотосинтеза резко падает, одновременно в результате повышенного дыхания высвобождаются большие коли-

Таблица 7. Влияние температуры на нетто-фотосинтез в течение вегетационного периода при естественном содержании CO_2 в воздухе и световом насыщении (по данным многих авторов)

Группа растений	Нижняя температурная граница поглощения CO_2 (температурный минимум F_n), °C	Температурный оптимум F_n , °C	Верхняя температурная граница поглощения CO_2 (температурный максимум F_n), °C
<i>Травянистые цветковые растения</i>			
Тропические высокопродуктивные растения и C_4 -растения жарких местообитаний	От 5 до 7	35—45 (50)	50—60
Сельскохозяйственные культуры (C_3)	От —2 до 0 и выше	20—30 (40)	40—50
Светолюбивые растения	От —2 до 0	20—30	40—50 (60)
Теневыносливые растения	От —2 до 0	10—20	Около 40
Пустынные растения	От —5 до +5	(10) 20—30 (40)	45—50
САМ-растения (ночная фиксация CO_2)	< 0	5—15	25—30
Ранозеленые и высокогорные растения	От —7 до —2	10—20	30—40
<i>Древесные растения</i>			
Вечнозеленые лиственные деревья тропиков и субтропиков	От 0 до 5	25—30	45—50
Жестколистные деревья и кустарники засушливых областей	От —5 до —1	15—35	42—55
Летнезеленые лиственные деревья умеренной зоны	От —3 до —1	15—25	40—45
Вечнозеленые хвойные деревья	От —5 до —3	10—25	35—42
Кустарнички пустошей и тундры	Около —3	15—25	40—45
<i>Лишайники холодных областей</i>	От —15 (и даже —25) до —10	5—15	20—30

чества CO_2 . У верхней границы нетто-фотосинтеза образующаяся при дыхании углекислота еще реассимилируется, однако при дальнейшем повышении температуры происходит уже выделение CO_2 . Поэтому температурный максимум нетто-фотосинтеза можно рассматривать как тепловую точку компенсации, которая достигается тем раньше, чем чувствительнее к теплу фотосинтез и чем круче подъем дыхания. Слабо дышащие и высокопродуктивные растения имеют преимущество; у некоторых тропических злаков

и маревых из чрезвычайно жарких местообитаний были найдены тепловые точки компенсации 58 и 60 °С, что совсем близко к пределу переносимости. Верхняя температурная граница нетто-фотосинтеза подвержена сезонным и адаптивным изменениям (вызываемым жарой и засухой).

Последствие мороза и жары

Во время воздействия экстремальных температур газообмен полностью прекращается. Если потом опять наступают благоприятные условия, то растения оправляются сразу только в редчайших случаях. После мороза тотчас же начинают ассимилировать некоторые (но далеко не все) лишайники. Высшие растения к этому не способны (рис. 47). У них после холодового шока происходит временное резкое повышение дыхания. Только через несколько часов дыхание вновь нормализуется. Фотосинтез возобновляется после оттаивания медленно, так что вначале повышенное дыхание преобладает и происходит выделение CO_2 . Лишь по прошествии нескольких (иногда многих) часов CO_2 начинает погло-

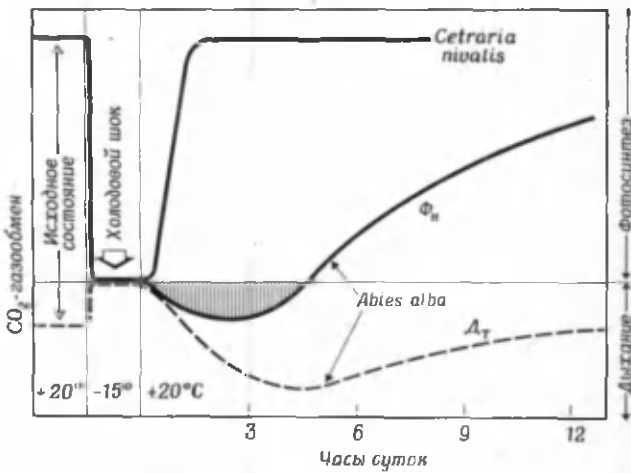


Рис. 47. Нетто-фотосинтез и темновое дыхание после воздействия мороза. Нетто-фотосинтез лишайника *Cetraria nivalis* полностью восстанавливается после холодового шока, если выдержать растение 1 ч при 20 °С. У пихты после оттаивания фотосинтез так сильно заторможен, что на свету (10 клк) несколько часов выделяется CO_2 (заштрихованная область). Даже после этого восстановление идет очень медленно и не всегда бывает полным. Темновое дыхание пихты (прерывистая кривая) после холодового шока в течение нескольких часов бывает лихорадочно повышенным; для его нормализации может потребоваться от одного до нескольких дней. (Lange, 1962; Kallio, Heinonen, 1971; Pisek, Kemnitzner, 1968; Bauer, Huter, Larcher, 1969a; Huter, неопубликованные данные.)

шаться. Угнетение поглощения CO_2 бывает тем более сильным и продолжительным, чем сильнее был мороз и чем дольше он воздействовал. Многократное замерзание действует так же, как большие холода. Для дневного нетто-фотосинтеза после морозных ночей характерно то, что поглощение CO_2 возрастает тем медленнее и максимальная величина его тем ниже, чем холоднее была ночь (рис. 48). Серия ночных морозов все более сокращает используе-

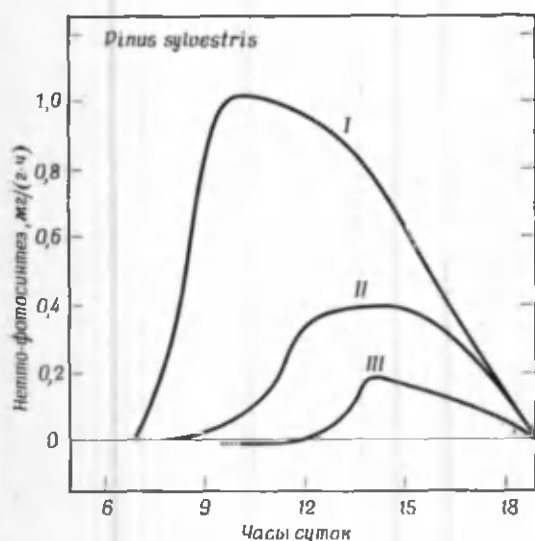


Рис. 48. Влияние ночного мороза на ход и продуктивность нетто-фотосинтеза веток сосны на следующий день. I—3/IV, без заморозков; II—16/III, ночные заморозки $-6,5^{\circ}\text{C}$; III—14/III, ночные заморозки $-10,5^{\circ}\text{C}$. (Polster, Fuchs, 1963.)

мое для поглощения CO_2 дневное время и значительно снижает продуктивность растений.

Жара также не только парализует газообмен во время своего воздействия, но и вызывает нарушение его в последующий период, так что первоначальная продуктивность восстанавливается только через несколько дней. Особенно чувствителен к перегреву фотосинтетический аппарат морских водорослей, приспособленных к глубинным водам с равной прохладной температурой, а также некоторых лишайников в набухшем состоянии. У высших растений можно ожидать, что фотосинтез будет нарушен в течение нескольких часов или даже дней, если температура превышала тепловую точку компенсации нетто-фотосинтеза.

Температурные адаптации

Фотосинтез и дыхание путем соответствующей регуляции приспособляются к существующему в данное время тепловому режиму.

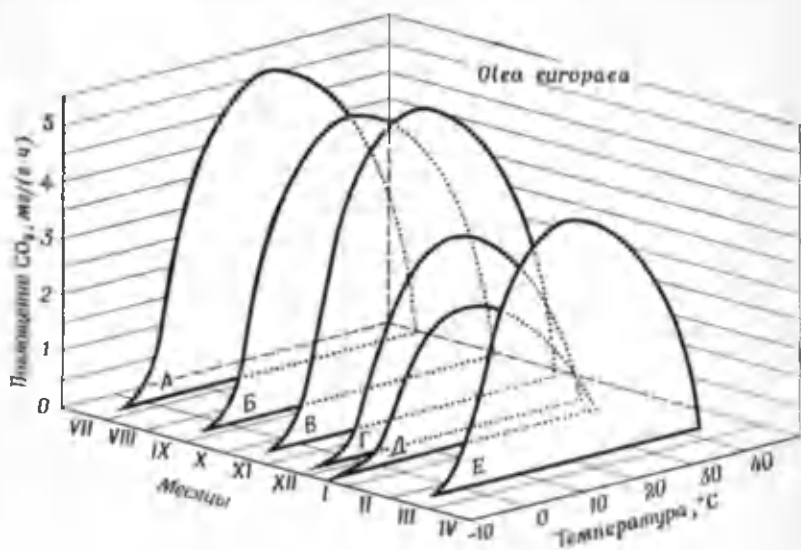
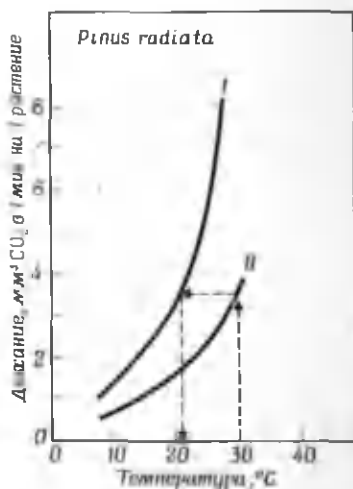


Рис. 49. Влияние температуры на нетто-фотосинтетическую способность маслины в течение года. А — ветки данного года после окончания распускания почек; В — ветки в конце засушливого периода в сентябре; В — в период осенних дождей; Г — зимой перед наступлением первых морозов; Д — зимой в период ночных заморозков; Е — прошлогодние ветки весной. (Larcher, 1969 б.)

Рис. 50. Влияние температуры выращивания на интенсивность дыхания семян сосны. Если перенести семена, выращенные при дневной температуре 33 °C и ночной температуре 28 °C, в холодное помещение (дневная температура 15 °C, ночная 10 °C), то уже через неделю дыхание повышается в два раза (кривая I — после холодовой адаптации, II — до адаптации). Кроме того, температурная кривая дыхания становится более крутой. Поэтому растения дышат теперь при 21 °C с такой же интенсивностью, как раньше при 30 °C. Если затем перенести семена обратно в теплое помещение, то дыхание постепенно снизится до первоначального уровня (на рисунке не показано). (Rook, 1969.)



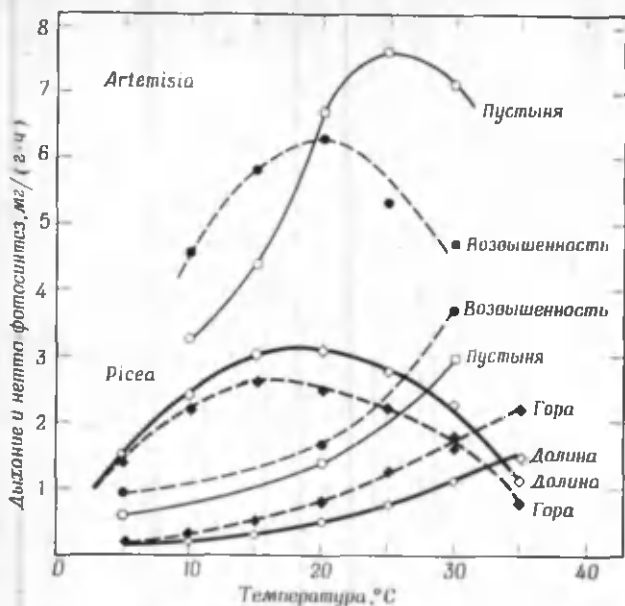


Рис. 51. Влияние приспособления к местообитанию на зависимость от температуры нетто-фотосинтеза (кривые с оптимумом) и дыхания (экспоненциальные кривые) *Artemisia tridentata* и *Picea abies*. Экземпляры *Artemisia*, выросшие в пустыне, были взяты с высоты 1400 м над уровнем моря (средний максимум температуры в местообитании во время измерения 38,9°C, средний минимум 11,7°C); горные экземпляры были взяты на высоте 3090 м (средний максимум 19,5°C, средний минимум -2,4°C). Горные экземпляры *Picea* взяты с высоты 1840 м (средний максимум в июле 13,1°C, средний минимум 6,2°C), выросшие в долине — с 600 м (средний максимум 24,0°C, средний минимум 13,0°C). У растений, приспособленных к более холодному климату (прерывистые линии), температурный оптимум нетто-фотосинтеза сдвинут в сторону более низких температур и подъем кривой дыхания более крут. (Pisek, Winkler, 1959; Mooney, West, 1964).

В холодное время года у вечнозеленых древесных растений в районах с морским климатом и мягкими зимами температурный оптимум и верхняя (а иногда и нижняя) граница нетто-фотосинтеза сдвигаются в сторону более низких температур (рис. 49). Одновременно дыхание перестраивается так, чтобы обеспечить большую продуктивность при низкой температуре. Это может быть достигнуто путем изменения концентрации ферментов, а также путем замены имеющихся ферментов изоферментами, которые при том же действии обнаруживают другую зависимость от температуры. Таким образом достигается *гомеостаз*, благодаря которому даже после понижения температуры на 10°C дыхание способно поставлять почти столько же АТФ, как и прежде. Такой гомеостаз

широко распространен у пойкилотермных организмов, в том числе у животных. У растений компенсаторная температурная адаптация дыхания может быть обнаружена уже через несколько дней. Рис. 50 наглядно поясняет этот процесс.

Подобным же образом происходит приспособление фотосинтеза и дыхания к среднему температурному климату в местообитании растения. На рис. 51 представлены соответствующие примеры. Температурный оптимум нетто-фотосинтеза у растений прохладных горных местностей лежит заметно ниже, чем у растений более теплых долин, а дыхание растений, адаптированных к теплу, возрастает с повышением температуры менее круто, чем у горных растений. Аналогичная температурная регуляция дыхания обнаруживается при сравнении растений из разных климатических зон. Арктические растения дышат при 20 °С почти вдвое интенсивнее, чем сопоставимые растения умеренной зоны, а тропические растения — в два раза слабее. У тропических форм тепло ускоряет энергетический обмен в меньшей степени, чем у растений, адаптированных к холодному климату.

СО₂-газообмен и водоснабжение

Вода, так же как и двуокись углерода, используется в качестве исходного материала при фотосинтезе, однако роль лимитирующего фактора играет не это минимальное количество воды, а та вода, которая нужна для поддержания высокой степени набухания протоплазмы. От состояния протоплазмы решаемым образом зависят процессы клеточного метаболизма. Уменьшение степени набухания оказывает прямое тормозящее действие на фотосинтез — как на перенос электронов в первичных реакциях (рис. 52), так и на протекание вторичных реакций и активность соответствующих ферментов (рис. 53). Кроме того, потеря тургора приводит к закрытию устьиц и прекращению притока СО₂. Интенсивность дыхания при недостатке воды тоже заметно понижается (рис. 52).

СО₂-газообмен и степень набухания у таллофитов

У таллофитов степень набухания протоплазмы изменяется вместе с влажностью окружающей среды (см. стр. 209). Эти низшие растения при увлажнении быстро всасывают воду до полного насыщения, но столь же быстро теряют ее путем испарения; таким образом, содержание воды у них колеблется вместе с погодными условиями, находясь в равновесии с содержанием водяного пара в воздухе. По мере обезвоживания клеток фотосинтетическая деятельность постепенно затухает, дыхание также снижается.

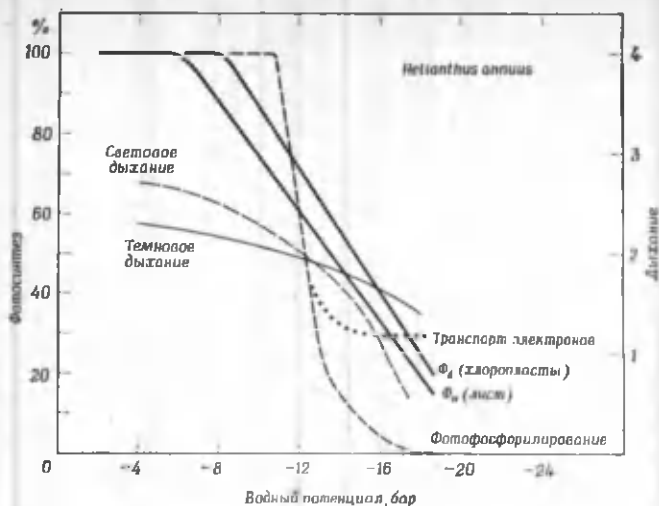


Рис. 52. Нарушение процессов фотосинтеза и дыхания при водном дефиците. Интенсивность фотосинтетических процессов в подсушенных в разной степени листьях подсолнечника выражена в процентах от активности листьев, хорошо обеспеченных водой. Показатели у контрольных листьев (со 100%-ной активностью): нетто-фотосинтез листьев 31—34 мг CO_2 на 1 дм^2 за 1 ч; брутто-фотосинтез хлоропластов 30—53 $\mu\text{моль O}_2/\text{мг}$ хлорофилла за 1 ч; перенос электронов через фотосистему I и фотосистему II 306—1360 $\mu\text{моль } e^-/\text{мг}$ хлорофилла за 1 ч; нециклическое фотофосфорилирование 560—1100 $\mu\text{моль } e^-/\text{мг}$ хлорофилла за 1 ч. Интенсивность дыхания определялась на целых листьях и выражена в мг CO_2 на 1 дм^2 за 1 ч. Световое дыхание определяли, измеряя выделение CO_2 в воздухе, лишенном CO_2 . (Boyer, Bowen, 1970; Boyer, 1971; Keck, Boyer, 1974.)

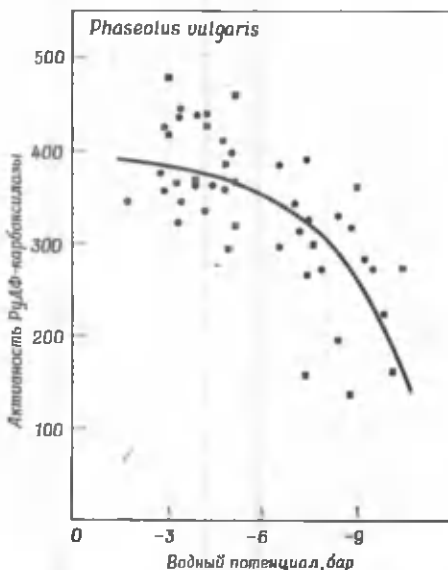


Рис. 53. Инактивация РудФ-карбоксилазы в листьях медленно подсыхающих растений фасоли. (O'Toole et al., 1976.)

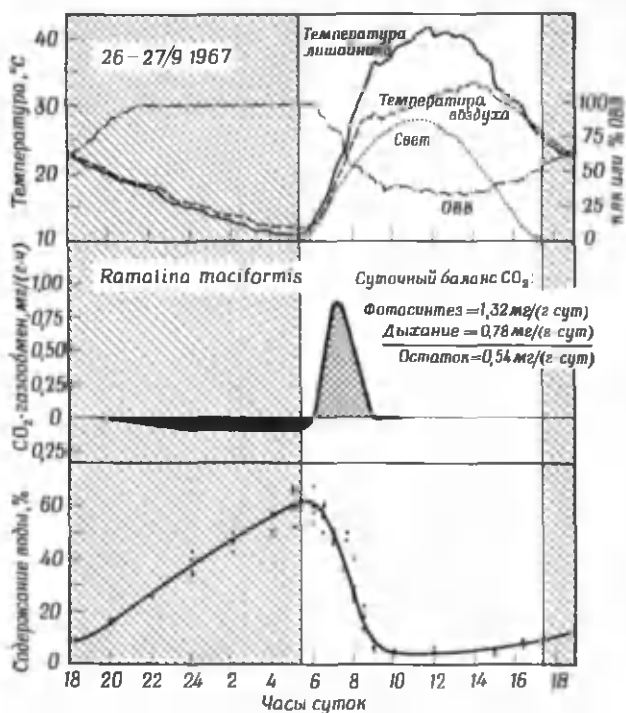


Рис. 54. Суточные изменения CO_2 -газообмена и содержания воды у пустынного лишайника *Ramalina maciformis*. Благодаря ночному выпадению росы лишайник снабжается влагой, в предполуденные часы он опять быстро высыхает (см. также рис. 118). Двойной штриховкой обозначено поглощение CO_2 , черным — выделение CO_2 . Косой штриховкой указано ночное время. ОВВ — относительная влажность воздуха. (Lange, Schulze, Koch, 1970.)

Важное экологическое значение имеет точка компенсации при изменении влажности. Нижняя граница влажности воздуха для нетто-фотосинтеза лежит у наземных водорослей в области с относительной влажностью воздуха от 70 до 90%, у лишайников — от 80 до 96%, а у тех мхов, которые способны поглощать влагу из воздуха, — чаще всего при влажности выше 90%.

Фотосинтетический аппарат таллофитов хорошо приспособлен к частым и сильным колебаниям содержания воды в клетках. Совершенно сухие слоевища возобновляют фотосинтез уже через несколько минут после увлажнения даже в том случае, если они долго находились в высохшем состоянии. Для лишайников сухих местообитаний эта способность имеет жизненно важное значение. Она позволяет пустынным лишайникам использовать короткий промежуток времени, который у них остается между ночным на-

буханием и вновь наступающим обезвоживанием в утренние часы. Это видно из рис. 54, где показан суточный ход CO_2 -газообмена у пустынного лишайника в естественных условиях. В течение всей ночи слоевища всасывают влагу из воздуха, в ранние утренние часы используется также роса. После восхода солнца лишайнику остается всего лишь около 3 ч для усвоения углерода, после чего он вновь впадает до следующей ночи в состояние анабиоза, названного высыханием.

Газообмен и водный дефицит у листостебельных растений

У листостебельных растений водный дефицит действует прежде всего на устьища, сужение которых ограничивает CO_2 -газообмен. При более сильном обезвоживании ухудшается состояние набухания протоплазмы, а в результате и продуктивность фотосинтеза. Как правило, высокий уровень поглощения CO_2 поддерживается только при хорошем водоснабжении; уже при небольшом дефиците воды оно начинает снижаться, а при дальнейшей потере влаги в конце концов полностью прекращается. На кривой газообмена при возрастающем подсыхании имеются, таким образом, два характерных изгиба — при переходе от полной продуктивности к области ее ограничения и при достижении нулевой точки газообмена (рис. 55).

Первый изгиб соответствует такому состоянию водного обмена, когда устьичные щели начинают суживаться и устьичное сопротивление диффузии становится больше диффузионного сопро-

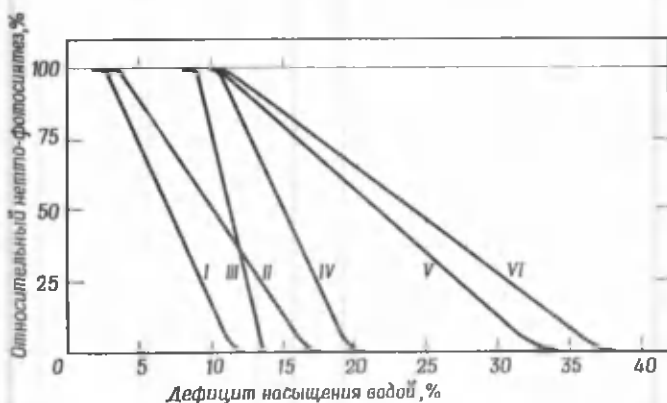


Рис. 55. Снижение нетто-фотосинтеза при возрастающем недостатке воды. В качестве меры недостатка воды приведен дефицит насыщения листьев водой (см. стр. 242). I — *Fagus sylvatica*, теневые листья; II — то же, световые листья; III — *Sorghum vulgare*; IV — *Olea europaea*; V — *Stipa capillata*; VI — *Gossypium herbaceum*. (Pisek, Winkler, 1956; Larcher, 1963a; El Sharkawy, Hesketh, 1964; Glozer, 1967.)

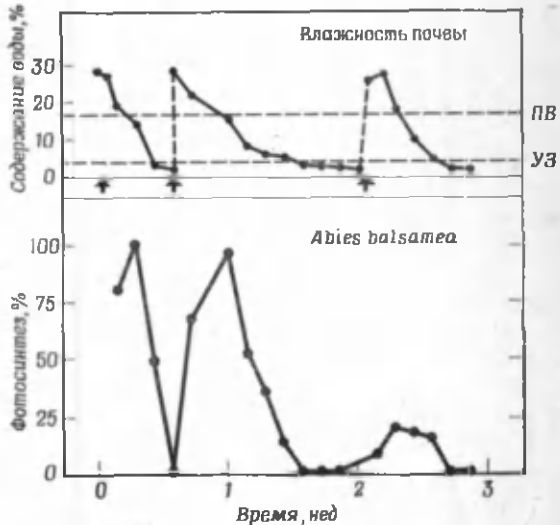
тивления внутри листа (см. также рис. 29). Восполнение водного дефицита после перехода через первый изгиб приводит к быстрой нормализации.

Второй изгиб обусловлен сильным сужением или даже полным закрытием устьиц, а также прямым действием водного дефицита на протоплазму. Сколько-нибудь заметное поглощение CO_2 становится невозможным, хотя высвобождаемая при дыхании углекислота может вновь связываться. Если наступило такое состояние, то после подачи воды фотосинтез возобновляется не сразу, а очень медленно. После сильной засухи первоначальный уровень продуктивности иногда вообще уже не восстанавливается (рис. 56).

Чувствительность CO_2 -газообмена к недостатку воды (т. е. положение упомянутых выше точек изгиба кривой) у разных растений весьма различна, но в то же время может сильно изменяться в результате адаптации. На рис. 55 приведены соответствующие кривые для ряда видов — представителей различных эколого-физиологических конституционных типов.

Теневые растения и деревья очень остро реагируют уже на небольшие потери воды (сосущие силы по абсолютной величине меньше 15—18 бар). Растения же солнечных местообитаний и травянистые культурные растения способны выдерживать в зависимости от вида и условий произрастания больший водный дефицит (сосущие силы до 20—40 бар); C_4 -растения не отличаются существенным образом от C_3 -растений. Как и следовало ожидать, особенно высокие предельные величины оказываются у растений

Рис. 56. Влияние высыхания почвы на нетто-фотосинтез однолетних сеянцев пихты бальзамической. Путем орошения (указано стрелками) влажность почвы доводили до величины выше полевой влагоемкости (ПВ, подробнее см. стр. 219). Затем почва высыхала до уровня ниже устойчивого завядания (УЗ, см. стр. 223). После кратковременного высыхания нетто-фотосинтез восстанавливался быстро и полностью, после многодневной почвенной засухи — только частично. (Clark, 1961.)



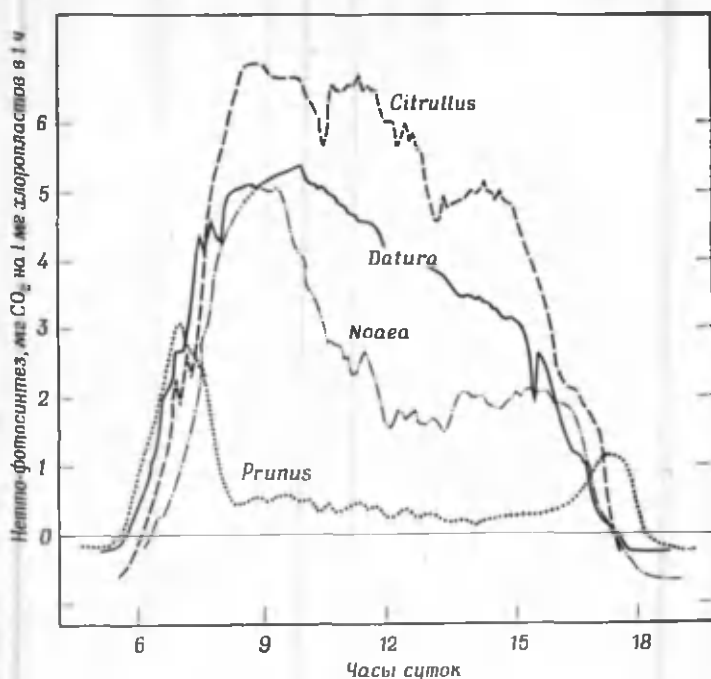


Рис. 57. Дневной ход нетто-фотосинтеза растений, различающихся по чувствительности к засухе и в разной степени страдающих от нее, к концу засушливого периода в пустыне Негев. *Citrullus colocynthis* и *Datura metel* орошались, их Φ_n слегка снижается только в наиболее жаркие часы дня и в послеполуденное время. Пустынное растение *Noaea mucronata* после очень интенсивного поглощения CO_2 в первой половине дня резко сокращает фотосинтез к полудню. Растения *Prunus armeniaca* к концу засушливого периода сильно страдают от недостатка воды, только рано утром и поздно вечером у них возможно скольконибудь значительное поглощение CO_2 . (Schulze, Lange, Koch, 1972.)

засушливых мест, прежде всего у пустынных растений; многие из них прекращают газообмен только при сосущих силах больше 40 бар.

Закрытие устьиц при затрудненном водоснабжении связано в первую очередь с регуляцией водного баланса. Именно с этой точки зрения легче всего понять различные типы поведения устьичного аппарата. Это относится и к дневному ходу нетто-фотосинтеза в естественных условиях. На рис. 57 сопоставлен ряд типичных примеров *дневного хода нетто-фотосинтеза при затрудненном водоснабжении*. Здесь действует принцип: чем чувствительнее данный вид к недостатку воды и чем сильнее засуха, тем раньше в течение дня сокращается ассимиляционная деятельность. Суккуленты с суточным ритмом обмена кислот при достаточной засу-

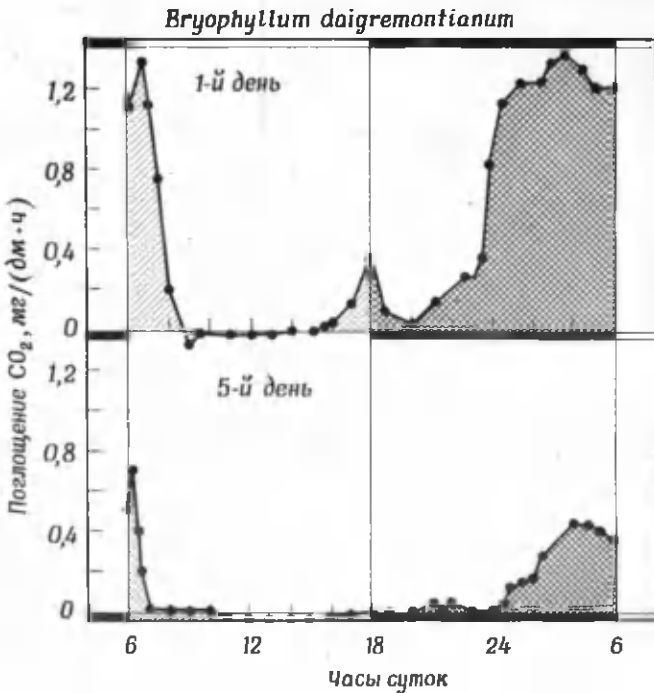


Рис. 58. Нетто-фотосинтез (светлая штриховка) и ночное поглощение CO_2 (темная штриховка) у САМ-растения *Bryophyllum daigremontianum* в опыте по изучению действия засухи. В первый день растения еще были насыщены водой, на пятый день у них появились ясные признаки завядания. (Kluge, Fischer, 1967.)

хе держат свои устьица весь день закрытыми; при этом, однако, может происходить фотосинтез, так как растение получает углекислоту благодаря распаду малата, накопленного за ночь (рис. 58).

Газообмен и почвенные факторы

На фотосинтез и дыхание влияют температура, водный режим и аэрация почвы, а также содержащиеся в ней минеральные вещества.

Температура почвы, концентрация в ней кислорода и заполнение почвенных пор водой действуют прежде всего на корни — на интенсивность их дыхания, рост и всасывающую способность. Однако косвенно это затрагивает все растение, что отчетливо проявляется при застое воды и затоплении — условиях, которые выносят лишь немногие листостебельные растения.

Влияние минерального питания на фотосинтез и дыхание в высшей степени многообразно. На почвах без одностороннего недостатка каких-либо элементов снабжение минеральными веществами играет меньшую роль, чем климатические факторы, и все же путем искусственного внесения питательных веществ почти всегда можно повысить продуктивность фотосинтеза. Элементы

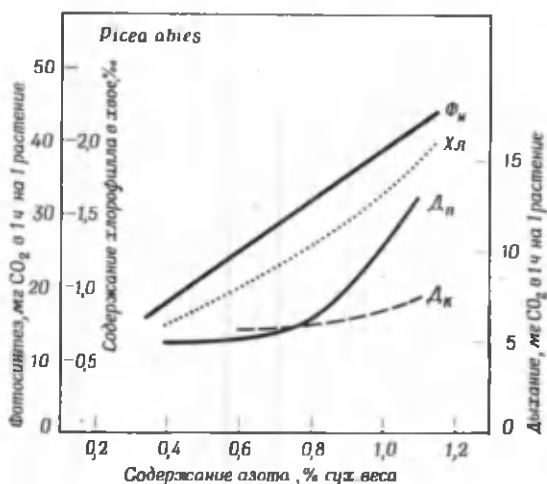


Рис. 59. Влияние обеспеченности азотом на фотосинтез (Φ_n), дыхание побегов (D_n) и дыхание корней (D_k) молодых растений ели. Фотосинтетическая способность пропорциональна содержанию хлорофилла в хвое (кривая Хл). (Т. Keller, 1971a.)

минерального питания могут влиять на интенсивность углеродного обмена или прямо, или косвенно, через конструктивный обмен веществ и рост. Прямое действие на фотосинтез и дыхание связано с тем, что минеральные вещества входят в состав ферментов и пигментов или непосредственно участвуют в процессе фотосинтеза в качестве активаторов (см. табл. 20 и 21). Например, марганец служит активатором фотолиза, калий имеет отношение к переносу энергии через мембраны тилакоидов. Азот и магний входят в состав хлорофилла; железо, кобальт и медь содержатся в различных ферментах, фосфат — в нуклеотидах. Недостаток минеральных веществ или нарушенное соотношение между поглощаемыми элементами может повлиять на содержание хлорофилла и на количество, размеры и ультраструктуру хлоропластов даже в том случае, если данные элементы не входят в состав молекулы хлорофилла, как, например, железо. При недостатке азота и железа возникают хлорозы, приводящие к тому, что поглощение CO_2 снижается более чем втрое (рис. 59). Аналогичные последствия

возможны и при недостатке магния. Из-за низкого содержания хлорофилла хлоротичные растения уже не могут использовать сильный свет, они ведут себя как теневые растения.

Кроме того, минеральное питание сказывается на газообмене, влияя на реакции устьиц, на анатомическое строение, размеры и продолжительность жизни листьев и прежде всего на количество листовой ткани. При недостатке азота развиваются мелкие листья с менее подвижным устьичным аппаратом, а избыток азота сильно повышает интенсивность дыхания и снижает тем самым нетто-продуктивность фотосинтеза.

Обмен CO_2 и совместное действие внешних факторов

В естественных условиях факторы внешней среды действуют не изолированно, а совместно. Поэтому газообмен растения отражает трудно обозримое взаимодействие всех внутренних и внешних факторов. Один из них всегда оказывается в *минимуме* и в течение некоторого времени лимитирует ассимиляцию, однако некоторое влияние оказывают и остальные факторы. Например, с повышением интенсивности света оптимальная температура и верхняя тепловая граница нетто-фотосинтеза сдвигаются на несколько градусов вверх. Для растения это выгодно, так как сильное освещение всегда связано с нагревом. Если оно в конце концов приводит к перегреву (или к затруднению водоснабжения), то свет перестает быть фактором, определяющим продуктивность, и поглощение CO_2 снижается. Поэтому в естественных условиях получаются не кривые светового насыщения, как в лабораторных опытах, а кривые с оптимумом (рис. 60).

В области оптимума освещенности мы имеем полную световую стимуляцию фотосинтеза, а отрицательные побочные явления, вызываемые сильным светом, еще незаметны. В природных условиях внешние факторы лишь редко и недолго бывают настолько благоприятными и так гармонично сочетаются друг с другом, что фотосинтез достигает максимальной величины. В среднем наивысшая за день интенсивность поглощения CO_2 составляет 70—80% фотосинтетической способности. Это относится как к травянистым растениям, так и к деревьям.

В климатических условиях средних широт недостаток света при низком стоянии солнца и облачности ограничивает ассимиляцию CO_2 свободно стоящими растениями (табл. 8) и особенно растениями в густых насаждениях. Неблагоприятная температура в умеренной зоне редко оказывает влияние на листопадные деревья (чаще всего весной), тогда как вечнозеленые деревья областей с холодной зимой терпят значительный ущерб от холода, а растительность теплых стран — от жары.

Таблица 8. Влияние лимитирующих факторов на поглощение CO_2 в естественных условиях (среднее снижение Φ_n , % от максимально возможной величины)

А. Однолетние сеянцы *Pinus densiflora* и *Cryptomeria japonica* в Японии (по Negisi, 1966)

Фактор	Среднегодовое снижение, %		Снижение в течение основного вегетационного периода (апрель-сентябрь), %		Время наибольшего действия ограничивающего фактора
	<i>Pinus</i>	<i>Cryptomeria</i>	<i>Pinus</i>	<i>Cryptomeria</i>	
Сезонное снижение фотосинтетической способности	36	25	8	10	Зима
Недостаток света в сумерки и при низком стоянии солнца	16	14	5	5	Зима
Недостаток света при облачности	11	9	17	10	Начало лета
Слишком низкая или слишком высокая температура	7	10	15	25	Весна (холод); середина лета (жара)
Общее снижение	70	58	37	40	
Остающаяся продуктивность	30	42	63	60	

Б. Взрослые буки северо-западной Германии (по E. D. Schulze, 1970).

Фактор	Среднее уменьшение в течение вегетационного периода, %	Максимальное уменьшение в периоды с неблагоприятной погодой, %
Недостаток света в сумерки	22	
Недостаток света при облачности и тумане	16	56
Неблагоприятная температура	3	15
Сухость воздуха	2	13
Общее снижение	43	
Остающаяся продуктивность	57	

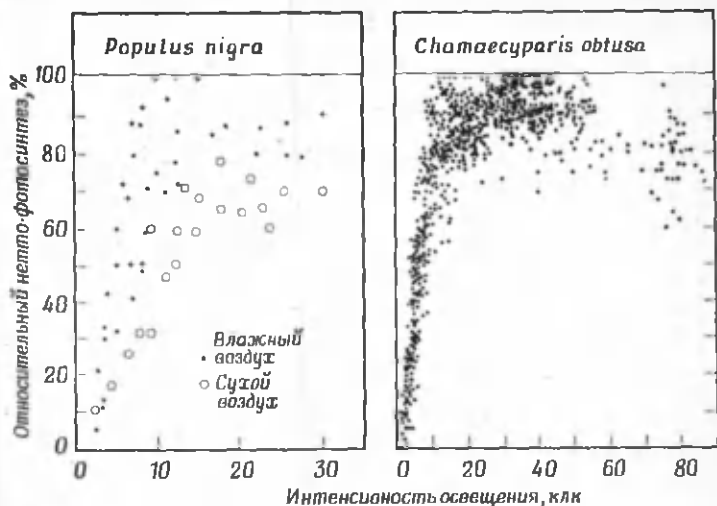


Рис. 60. Зависимость нетто-фотосинтеза от интенсивности освещения при изменчивой погоде на открытом воздухе. Слева: кружки — результаты измерений у взрослых тополей в ясные дни с низкой влажностью воздуха, точки — в дни со сплошной или частичной облачностью и высокой влажностью воздуха. (Polster, Neuwirth, 1958.) Справа: результаты измерений у сеянцев, выращенных в сосудах, в летнее время (в пересчете на 20°C, чтобы исключить влияние температуры). (Negisi, 1966.)

В глобальном масштабе недостаток воды является наиболее важным фактором, снижающим ассимиляцию. Из суточной кривой CO_2 -газообмена можно заключить, что у вечнозеленых кустарников и полукустарников в зарослях типа маквиса или скрэба во время засушливого периода дневной максимум нетто-фотосинтеза на $1/5$ — $2/3$ ниже, чем в период дождей. Эти величины не особенно точны, так как они сильно колеблются в зависимости от почвенных запасов воды; кроме того, при прогрессирующей засухе они понижаются еще больше.

УГЛЕРОДНЫЙ ОБМЕН И ПРОДУКТИВНОСТЬ ОТДЕЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

БАЛАНС ГАЗООБМЕНА

Для продуктивности и конкурентоспособности вида в месте его обитания важны не столько кратковременные максимальные величины фотосинтеза, сколько среднее эффективное поглощение CO_2 . Даже при тех благоприятных климатических условиях, которые преобладают в умеренной зоне, средние значения нетто-

фотосинтеза составляют около 50—60% от наивысших величин, достигаемых в течение дня (т. е. 30—50% максимальной фотосинтетической способности).

Фактор времени

Для накопления углерода решающее значение имеет время, в течение которого возможно эффективное усвоение CO_2 . Это — светлые часы дня в период облиствения, если только мороз, жара или засуха не блокируют ассимиляционную деятельность. Из суммарного поглощения углерода прежде всего нужно вычесть ночное выделение CO_2 листьями. *Суточный баланс* — это чистая продуктивность фотосинтеза за 24 ч, а сумма суточных балансов дает *годовой баланс* CO_2 -газообмена. Суточный баланс будет положительным, если дневной приход больше ночного расхода; он будет тем выше, чем благоприятнее для фотосинтеза сочетание различных факторов в течение дня и чем короче и прохладнее ночь. Если поглощение CO_2 было непродолжительным или малоэффективным, то чистый выход продуктов ассимиляции будет невелик. Так бывает в засушливые периоды и в сухих местообитаниях (см. рис. 54 и 57), а также после морозов. В глубокой тени слабо положительный, а иногда, особенно при теплых ночах, отрицательный суточный баланс — явление хроническое, которое может даже приводить к голоданию растений. Таким образом, зависимость границ распространения определенных форм от минимума светового довольствия находит свое эколого-физиологическое объяснение.

Зеленые и незеленые части фитомассы

Растения состоят не только из зеленых, фотосинтетически продуктивных частей, но и из других тканей, которые только дышат и должны питаться за счет листьев. Поэтому в общем балансе обмена CO_2 необходимо учитывать и дыхание всех незеленых тканей. Эта «статья расхода» особенно важна в тех случаях, когда общая масса стеблей, корней, цветков и плодов значительна по сравнению с листовой массой (табл. 9).

Общий баланс

Баланс CO_2 для всего растения получается из годового выхода брутто-фотосинтеза Φ листовой массы $M_{\text{л}}$ в светлые часы (ч) за вычетом дневного и ночного дыхания листьев $D_{\text{л}}$, дыхания стеблей (вместе с цветками и плодами) $D_{\text{с}}$ и корней $D_{\text{к}}$ за весь год:

$$\text{Баланс } \text{CO}_2 = M_{\text{л}} \cdot \Sigma_{\text{ч}} \Phi - M_{\text{л}} \cdot \Sigma D_{\text{л}} - M_{\text{с}} \cdot \Sigma D_{\text{с}} - M_{\text{к}} \cdot \Sigma D_{\text{к}}. \quad (12)$$

Таблица 9. Доля ассимилирующих органов, стеблей и корней в общей массе (сухом веществе) растений (по данным многих авторов)

Группа растений	Зеленая масса (фотосинтетически активные органы), %	Только дышащие органы	
		надземные одревесневшие стебли, %	корни и подземные побеги, %
Вечнозеленые деревья тропических и субтропических лесов	~2	80—90 ¹⁾	10—20 ¹⁾
Лиственные деревья умеренной зоны	1—2	~80 ¹⁾	~20 ¹⁾
Вечнозеленые хвойные деревья тайги и горных лесов	4—5	~75 ¹⁾	~20 ¹⁾
Стланцы на границе леса	~25	~30 ¹⁾	~45 ¹⁾
Молодые хвойные растения	50—60	40—50 ¹⁾	~10
Вересковые кустарнички	10—20	~20 ¹⁾	60—70% ¹⁾
Злаки	30—50		50—70
Степные растения			
Влажные годы	~30		~70
Сухие годы	~10		~90
Пустынные растения	10—20		80—90
Растительность арктической тундры			
Листостебельные растения	15—20		80—85
Споровые растения	>95		
Высокогорные растения	10—20		80—90

¹⁾ Большая часть фитомассы — мертвые механические ткани.

Установление полного баланса газообмена для одного растения — дело нелегкое. Для этого измеряют в течение всего года днем и ночью CO_2 -газообмен побегов (раздельно по отрезкам — верхушки, основания крон, стволы) и дыхание корней; кроме того, определяют долю отдельных органов в общей массе растения. Само собой разумеется, нужно при этом учитывать внешние факторы в месте их действия (например, распределение света, температуру листьев, влажность воздуха около листьев, изменения температуры в зоне стеблей и корней, доступность воды и т. д.), чтобы можно было установить их влияние на углеродный баланс. В качестве примера годового баланса CO_2 на рис. 61 представлены соответствующие данные для молодых древесных растений. Баланс газообмена выражают в граммах или килограммах CO_2 на 1 растение за день или год. Используя соответствующие коэффициенты (см. стр. 356), можно перевести эту величину в количество сухого органического вещества или углерода. Таким образом переходят от газообмена к продуктивности растения, предпосылкой которой является положительный баланс газообмена.

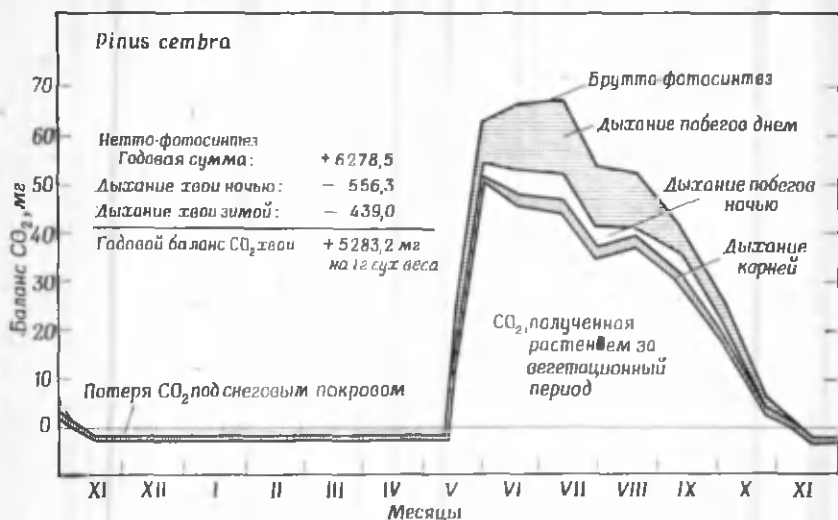


Рис. 61. Годовой ход суточных балансов CO₂ у молодых кедров на границе леса в Альпах. Часть усвоенной при фотосинтезе CO₂ расходуется в тот же день на дыхание побегов и корней. Зимой суточный баланс обычно отрицательный; в лучшем случае уравновешенный; потеря CO₂ в течение 6 зимних месяцев вычитается в годовом балансе из количества CO₂, усвоенной за вегетационный период. (Tranquillini, 1959.)

ПРОДУКТИВНОСТЬ

Ассимилированный углерод, который не расходуется на дыхание, увеличивает количество сухого вещества и может быть использован на прирост и образование запасов. Рис. 62 дает представление о связи между поглощением CO₂, синтезом углеводов, накоплением сухого вещества и количеством веществ, необходимых для роста и органогенезных процессов.

Между избытком CO₂ и накоплением веществ существует тесная корреляция: скорость прироста увеличивается более или менее пропорционально нетто-фотосинтетической способности; C₄-растения, например сахарный тростник, кукуруза и просо, дают в 2—3 раза больший относительный прирост, чем C₃-растения — рис, сахарная свекла, люцерна или табак.

Анализ прироста

Накопление углерода проявляется в увеличении массы, которое можно непосредственно определить путем взвешивания срезуемых и высушенных растений. Путем анализа прироста выясняют влияние внешних факторов на углеродный баланс. В качестве

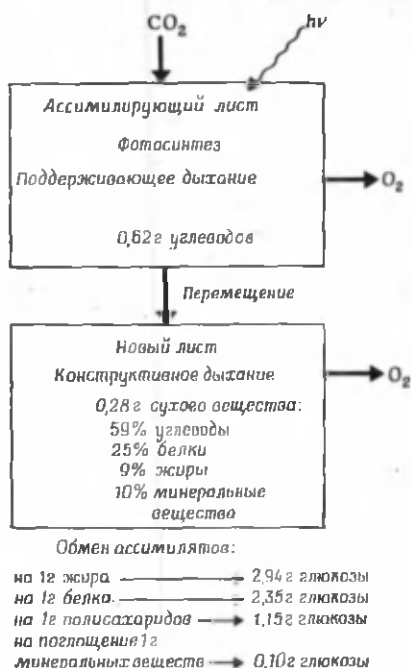


Рис. 62. Углеродный обмен при образовании сухого вещества для закладки нового листа. (Моспеу, 1972.)

меры продуктивности ассимиляции определяют интенсивность нетто-ассимиляции (A_n):

$$A_n = \frac{dM}{dt} \cdot \frac{1}{L}. \quad (13)$$

По этой формуле, предложенной Ф. Грегори, интенсивность нетто-ассимиляции соответствует приросту сухого вещества (dM) за определенный промежуток времени (dt). Интенсивность этого прироста относят к ассимилирующей поверхности (L) органов, фотосинтетическая активность которых приводит к накоплению веществ. A_n выражают в граммах сухого вещества или углерода, образовавшегося на 1 дм^2 листовой поверхности растения за 1 день или неделю. В формуле (13) по Грегори предполагается, что листовая поверхность за время прироста сухого вещества остается постоянной. В большинстве случаев это не так: общая листовая поверхность продолжает расти. Поэтому лучше определять интенсивность прироста по формуле Д. Уотсона:

$$A_n = \frac{M_2 - M_1}{L_2 - L_1} \cdot \frac{\ln L_2 - \ln L_1}{t_2 - t_1}. \quad (14)$$

где M_1 — сухой вес растения в момент t_1 ; M_2 — сухой вес в более поздний момент t_2 ; $M_2 - M_1 = dM$ — увеличение веса за промежуток времени $t_2 - t_1$ между измерениями (для травянистых растений чаще всего берут интервал 1—2 недели); $L_2 - L_1$ — увеличение листовой поверхности за то же время; $\ln L_2 - \ln L_1$ выражает экспоненциальное увеличение листовой поверхности в результате роста за период $t_2 - t_1$.

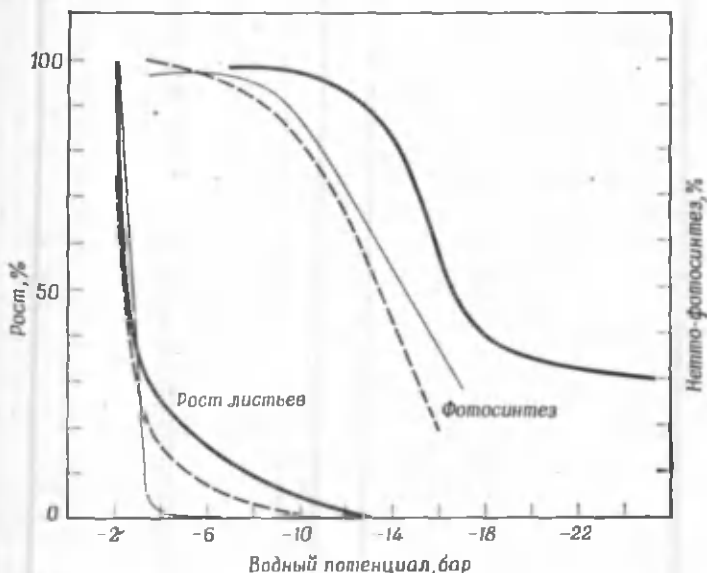


Рис. 63. Рост листовой поверхности и нетто-фотосинтез у сои (жирные кривые), подсолнечника (тонкие кривые) и кукурузы (прерывистые кривые) при возрастающем дефиците воды. Исходные величины нетто-фотосинтеза у растений, хорошо обеспеченных водой (мг CO_2 на 1 дм^2 за 1 ч): соя — 27—31, подсолнечник 31—33, кукуруза 48—52. Рост листьев быстро снижается при гораздо меньшей сухости, чем фотосинтез. Этому могло также содействовать уменьшение тургора при начинающемся недостатке воды. (Boyer, 1970.)

«Сухой вес» здесь не та величина, которую определяют путем простого взвешивания, так как сухое вещество содержит не только соединения углерода, но и минеральные компоненты (в среднем 3—10%). Поэтому из сухого веса нужно вычесть вес золы, и тогда получится масса свободной от золы органического сухого вещества.

Максимально возможная и средняя интенсивность нетто-ассимиляции зависит в первую очередь от морфологической и физиологической конституции растения: травянистые растения дают наибольшие приросты, древесные — примерно в 10 раз меньшие, а наименее продуктивны САМ-растения (табл. 10). Факторы

Таблица 10. Максимальная и средняя интенсивность нетто-ассимиляции листостебельных растений, г сухого вещества на 1 дм² листовой поверхности за 1 сутки (по измерениям прироста, сделанным многими авторами)

Группа растений	Среднее за вегетационный период	В течение фазы интенсивного роста
С ₄ -злаки	>0,2	0,4—0,5
Травянистые С ₃ -растения	0,05—0,1	0,1—0,3
САМ-растения	~0,002	
Лиственные деревья (молодые)	0,01—0,013	0,03—0,1
Хвойные деревья (молодые)	0,003—0,01	0,01—0,05
Вересковые кустарнички	~0,01	

внешней среды, влияя на СО₂-газообмен и на углеродный баланс, тем самым влияют и на накопление сухого вещества. Так, например, с увеличением светового довольствия (интенсивности света, длительности периода освещения) возрастает и накопление органического вещества; для прироста сухого вещества, так же как и для фотосинтеза, существует температурный оптимум; водный дефицит и недостаточное или несбалансированное минеральное питание понижают продуктивность. Прирост определяется, конечно, не только поглощением углерода, но также транспортом ассимилятов и интенсивностью роста отдельных органов, регулируемой гормонами. Внешние факторы влияют на эти процессы хотя и в том же направлении, но часто в иной степени, чем на СО₂-газообмен (рис. 63). Поэтому не всегда следует ожидать полного соответствия между газообменом и продуктивностью растений.

БАЛАНС АССИМИЛЯТОВ И РОСТ

Растения — «углеводные» организмы: углеводы служат у них материалом для построения клеточных стенок, в составе сухого вещества высших растений содержится до 60% и более углеводов. Расходование веществ, рост и развитие управляют распределением и способом использования ассимилятов, а регуляторные механизмы (частично координируемые гормонами) обеспечивают уравновешенное снабжение всего организма, необходимое для гармоничного и адаптивного формирования органов. В зависимости от высоты организации и жизненной формы можно выделить ряд характерных типов баланса ассимилятов; эти типы различаются также по продуктивности и росту.

Тип 1. Планктонные водоросли

Планктонные водоросли — одноклеточные или же образуют колонии или просто скопления клеток. Типичная клетка водоросли сама обеспечивает себя углеродом и ничего не отдает другим клет-

кам, но ассимиляты в растворимой форме выделяются в окружающую воду, иногда в значительном количестве. В клетке существует благоприятное соотношение между компонентами, вырабатываемыми и потребляемыми ассимиляты: у хлореллы, например, хромофоры занимают около половины объема протоплазмы. При таких условиях не удивительно, что клетки водорослей при хорошем питании и освещении накапливают значительные излишки ассимилятов и быстро растут. Они очень скоро достигают своих окончательных размеров и приступают к делению. Автотрофные одноклеточные организмы используют прирост органической массы главным образом для увеличения числа особей, т. е. для репродуктивных процессов. Резко выраженный положительный баланс органических веществ позволяет быстро увеличивать плотность популяции. Между продуктивностью фотосинтеза и количеством делений за сутки существует прямое отношение, которое можно выразить в математической форме. Поэтому скорость прироста фитопланктона удобно представлять как увеличение плотности популяции или число делений в единицу времени.

Тип 2. Однолетние листостебельные растения

Это чаще всего небольшие травянистые растения, которые должны использовать короткий благоприятный период для роста, цветения и плодоношения. Они встречаются главным образом в районах с аридным климатом, где проходят свой жизненный цикл за несколько недель или месяцев. Эти растения вынуждены так

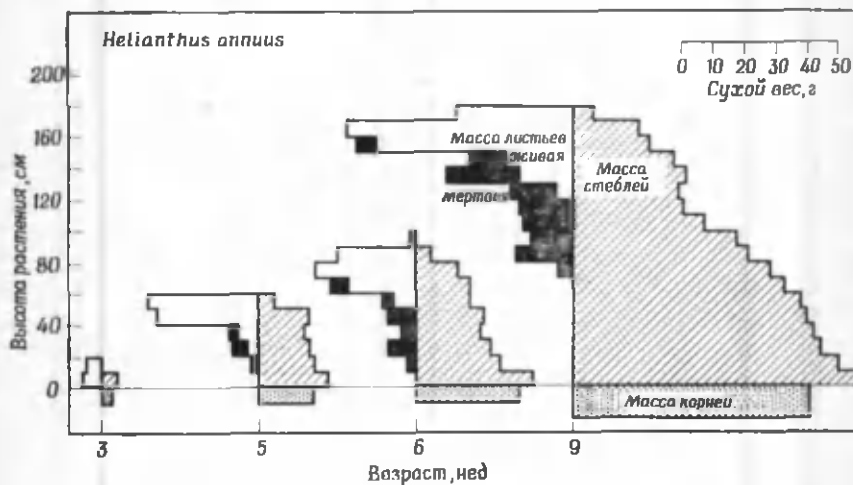


Рис. 64. Распределение сухого вещества в растениях подсолнечника разного возраста между фотосинтетически активной листовой массой, стеблями и корнями. (Hiroi, Monsi, 1966).

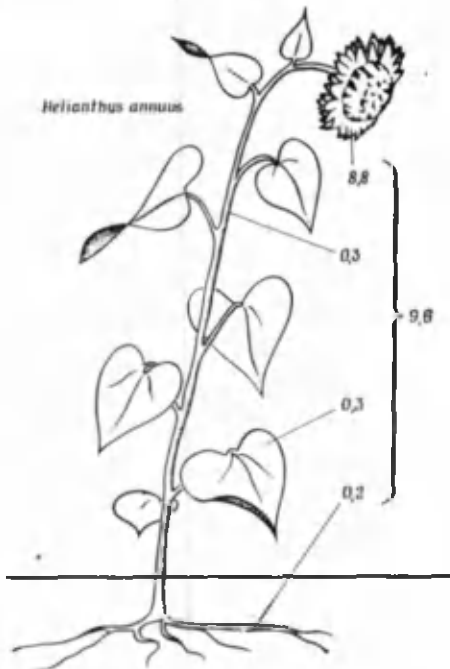


Рис. 65. Накопление углерода [$\text{г}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$] в листьях, стеблях, цветках и корнях растущего в поле подсолнечника во время начинающегося созревания семян. (Eckardt et al., 1971.)

использовать свои ассимиляты, чтобы как можно скорее накопить большое количество органического вещества. Однолетние растения ведут себя так и в том случае, если в их распоряжении имеется более длинный вегетационный период. Яровые зерновые злаки, подсолнечник и другие однолетние сельскохозяйственные культуры дают благодаря этому особенно большие урожаи.

Жизненная стратегия всех однолетних растений состоит в том, чтобы сначала использовать большую часть ассимилятов для формирования листьев, которые сразу же включаются в процесс фотосинтеза и увеличивают прирост массы. В то же время благодаря преимущественному развитию фотосинтетически активных органов масса тех частей растения, которые только дышат, остается незначительной, что опять-таки улучшает общий баланс органического вещества. В фазу цветения распределение ассимилятов изменяется в пользу репродуктивных органов, которые получают теперь такое преимущество в снабжении питательными веществами, что все остальные части растения получают их едва ли больше, чем расходуют на собственный энергетический обмен,

а более старые листья даже сбрасываются. Таким образом, относительная доля листьев, стеблей, корней и репродуктивных органов на протяжении жизненного цикла изменяется (рис. 64). Доля листьев в общей массе растения падает с 30—60% во время фазы роста до 10—20% ко времени созревания плодов. В это время у подсолнечника к соцветию направляется 90% образованных за день ассимилятов (рис. 65).

При благоприятных условиях среды такое распределение веществ обеспечивает пышный рост и обильное плодоношение. Напротив, в неблагоприятных условиях, прежде всего в сухих местах и на почвах, бедных питательными веществами, растение вынуждено развивать большую корневую систему, что происходит за счет сокращения роста листовой поверхности и приводит к уменьшению урожая и снижению конкурентоспособности (см. табл. 9). Однолетние растения приспособлены в первую очередь к немедленному использованию благоприятных, хотя бы и кратковременных, ситуаций и в меньшей степени — к выживанию при неблагоприятных условиях.

Тип 3. Многолетние травянистые растения

Многолетние травы в молодом возрасте развиваются в общем сходно с однолетними. Однако после построения вегетативных органов они, прежде чем приступить к образованию цветков, откладывают запасы питательных веществ. К концу первого вегетационного периода избыток ассимилятов переходит в осевые части побегов и прежде всего в подземные части растения, которые могут превращаться в массивные запасающие органы. Образование цветков начинается лишь тогда, когда растение сможет мобилизовать для этого достаточно большие резервы. Ассимиляты, отложенные в предыдущем году, используются на следующий год прежде всего для построения системы побегов. Синтез органических веществ протекает быстро и благодаря имеющимся ресурсам в значительной мере независимо от весенних условий (рис. 66). Если растение достигло зрелости, а условия питания удовлетворительны, расходование веществ на цветение и плодоношение получает преимущество перед процессами отложения их в запас. Затем, к концу вегетационного периода, ассимиляты отводятся преимущественно в подземные органы, масса которых при этом соответственно увеличивается (рис. 67).

Многолетние растения всегда имеют преимущество там, где благоприятный для фотосинтеза период недостаточно продолжителен для выработки нужного количества веществ, идущих на формирование цветков и плодов, или если растения цветут так рано, что необходимый для этого энергетический материал не может быть доставлен имеющейся листовой массой. Это относится

Статья баланса	Приход		Расход									
	продуктивность фотосинтеза за вегетационный период	дыхание надземных частей		дыхание луковид		всего на дыхание	прирост биомассы				общий расход на прирост и дыхание	отложение запаса в луковице
		подземных ростков	в период вегетации	в период покоя	в период вегетации		корни	подземные ростки	листья и побеги в период вегетации	всего		
Всего	1610	45	198	117	222	582	40	135	224	399	981	746
За счет фотосинтеза текущего года	1610	—	178	—	201	379	—	—	118	118	497	740
За счет запасов луковицы	—	45	20	117	21	203	40	135	106	281	484	—

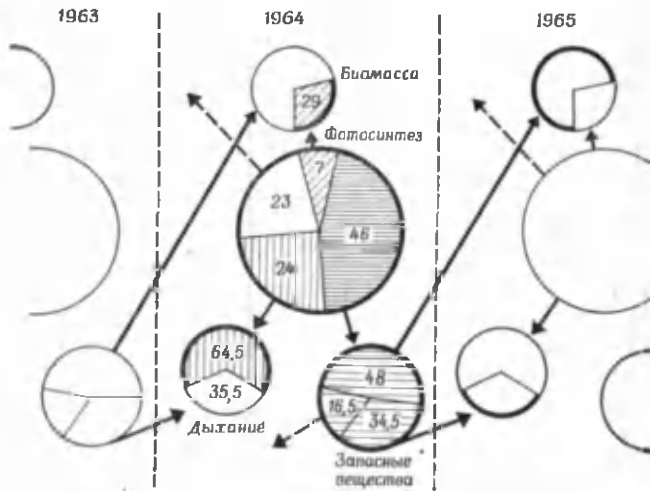


Рис. 66. Годовой баланс органического вещества у *Scilla sibirica* (в мг сухого вещества на модельное растение) (Горышина, 1969).

к весенним геофитам, которые нередко цветут до распускания листьев, к высокогорным растениям, у которых цветение и созревание семян должны быть осуществлены в течение короткого горного лета, а успешной ассимиляции угрожают многочисленные опасности, и, наконец, к степным растениям, которые должны пройти свой цикл вегетации за промежуток времени между зимними холодами и летней засухой. У всех этих растений имеютсяместилища запасных веществ — корневища, клубни, корнеплоды и луковицы. Кроме того, эти виды часто развивают обширную

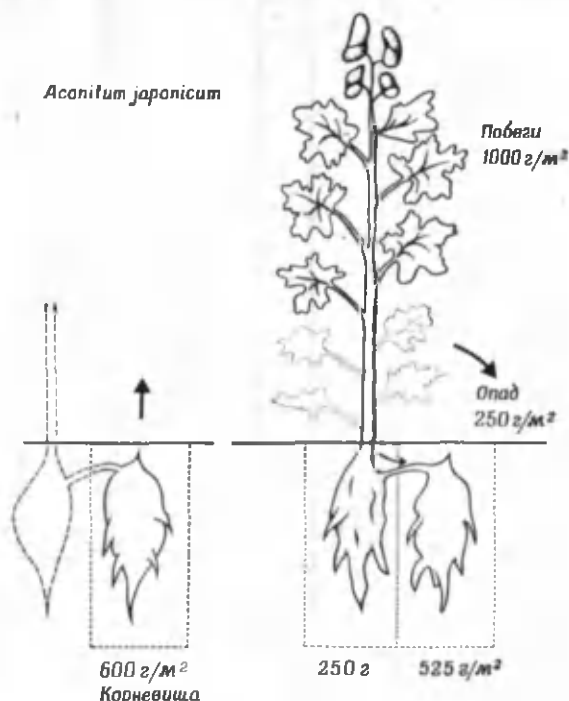


Рис. 67. Распределение сухого вещества и передвижение ассимилятов при распускании почек и при отложении запасов питательных веществ в корневищах у многолетнего травянистого растения. (Iwaki, Midorikawa, 1968.)

корневую систему, так что нередко сухая масса подземных органов вдвое или даже в несколько раз больше надземной (см. табл. 9).

Тип 4. Деревья

Углеродный обмен дерева как высокодифференцированной крупной формы листостебельных растений приспособлен к большой продолжительности жизни. Уже в молодом возрасте большое количество ассимилятов идет на построение стебля. В первые годы жизни масса листьев может составлять до половины всего сухого вещества растения, но с увеличением размеров особи соотношение между массой листьев и стеблей изменяется, так как листовая масса нарастает незначительно, а стволы и ветви становятся все более толстыми и тяжелыми. В общей массе взрослых деревьев листва составляет 1—5% (см. табл. 9); таким образом, она должна снабжать энергией и «строительным материалом»

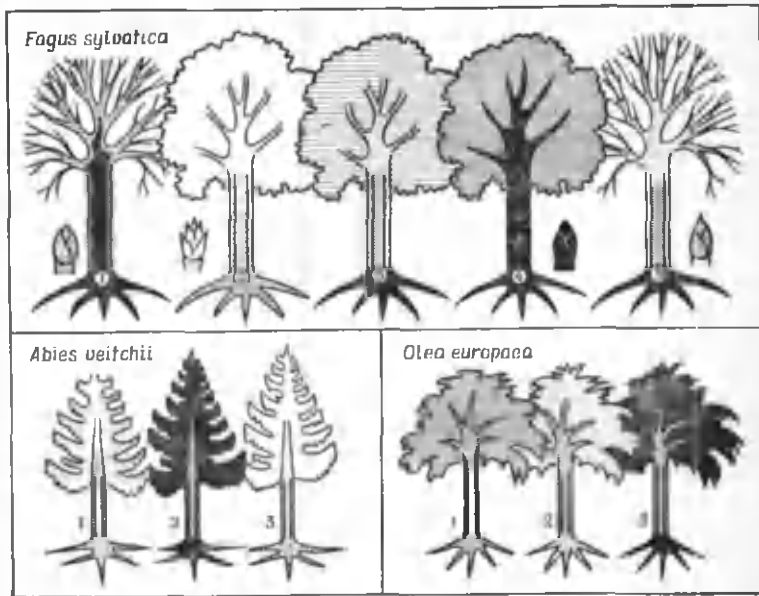


Рис. 68. Сезонное изменение в накоплении крахмала у деревьев. Максимальное накопление крахмала показано черным, обильное — штриховкой, скудное — точками; белыми оставлены части, где крахмала нет или обнаруживаются только следы. *Fagus sylvatica* (Центральная Европа): 1 — весной перед самым распусканием листьев; 2 — во время распускания листьев; 3 — в середине лета; 4 — осенью перед листопадом; 5 — зимой во время морозов. (Fischer, 1891; Gaumann, 1935; K. Kober, неопубликованные данные.) *Abies veitchii* (Япония): 1 — весной во время распускания почек; 2 — в конце лета; 3 — зимой при морозе. (Kimura, 1969.) *Olea europaea* (район оз. Гарда): 1 — весной во время распускания почек и цветения; 2 — в середине лета, в засушливый период; 3 — зимой (без морозов) после окончания периода дождей. (Thomaser, 1975.)

массу ткани, которая в 20—100 раз больше ее собственной массы. В связи с этим прирост количества углерода и общей массы здесь невелик (по сравнению с травянистыми растениями), что, однако, при большой продолжительности жизни не является минусом. Дерево и в дальнейшем увеличивает из года в год массу своей древесины — с точки зрения баланса ассимилятов мертвый капитал, окончательно выбывший из обмена веществ. Отложенное в форме древесины органическое вещество может использоваться только другими компонентами экосистемы, так что дерево откладывает его не для себя, а для последующих звеньев цепи питания. Большие затраты на построение опорных тканей обусловлены формой роста древесных растений. В областях с длинным вегетационным периодом эта форма роста дает деревьям решающие преимущества в конкуренции с травянистыми растениями, кото-

рые медленно, но неуклонно затеняются подрастающими деревьями.

У деревьев в соответствии с их размерами и дифференцированной инфраструктурой распределение ассимилятов происходит сложным путем (рис. 68).

У *летнезеленых деревьев* незадолго до начала распускания листы углеводов, отложенные в запасяющих органах, направляются в почки, а затем в новые побеги. Около трети запасных веществ служит для построения ассимиляционных поверхностей, которые очень скоро начинают работать с положительным балансом и в свою очередь помогают дальнейшему формированию листьев и побегов нового прироста. После образования листы она обеспечивает дерево ассимилятами. Как правило, в первую очередь снабжаются цветки и растущие плоды, затем камбий и, наконец, зачатки почек и места отложения крахмала в корнях и коре. Цветочные почки закладываются в меру возможности, насколько позволяет оставшийся материал. Из этой схемы распределения ассимилятов следует, что обильное плодоношение и общий рост дерева конкурируют между собой и при скудном образовании ассимилятов закладываются вегетативные, но не репродуктивные почки для следующего года. Питание и плодоношение регулируют, таким образом, прирост древесины и частоту цветения дерева. Затраты ассимилятов на репродукцию значительны: у сосен для этого требуются 5—15%, у бука 20% и больше, а у яблони даже 35% годового нетто-продукта фотосинтеза. Поэтому многие деревья умеренной зоны могут обильно плодоносить только с интервалами в несколько лет: лиственные деревья, как правило, каждые 2—3 года (иногда до 5), хвойные—через 2—6 (10) лет. Около полярной границы распространения и в горных местностях интервалы между плодоношениями гораздо больше. В конце вегетационного периода избыток ассимилятов перемещается в древесину и кору ветвей, ствола и корней и откладывается на зиму. В тропиках и в засушливых областях у деревьев бывает несколько сезонных периодов отложения запасных веществ, например у инжира четыре.

У *вечнозеленых древесных растений* умеренной зоны новые побеги формируются не сразу после окончания зимнего покоя; ведь у них есть еще ассимилирующие органы прошлого года, которые при благоприятной погоде поглощают CO_2 до поздней осени и ранней весной. Когда начинают распускаться почки, ранневесенний фотосинтез покрывает большую часть потребности в ассимилятах, остальное поступает из запасов в ветвях и корнях. Благодаря этому листья, которые у вечнозеленых растений, как правило, содержат при одинаковой поверхности втрое больше сухого вещества, чем тонкая листва летнезеленых растений, своевременно завершают свое развитие, так что остается достаточно

ассимилятов для прироста за счет деятельности камбия. Преимущество вечнозеленой листвы — удлинение продуктивного времени — проявляется прежде всего там, где длинная зима или летняя засуха сокращает вегетационный период: в горах, в бореальной лесной зоне и вблизи границы древесной растительности, обусловленной сухостью климата; в таких местах вечнозеленые древесные растения часто преобладают над листопадными.

Распределение и транспорт ассимилятов

В растении ассимиляты постоянно *перемещаются* — из листьев и других фотосинтетически активных тканей (зеленая кора, части цветка, например цветковые и колосковые чешуи злаков) — в места потребления и отложения запасов, а из последних опять в зоны роста, в семена и плоды.

Ассимиляты перемещаются «вниз» по градиенту концентрации, который устанавливается между местами синтеза или мобилизации ассимилятов и местами повышенной потребности в них (центрами притяжения). А. Л. Курсанов и его сотрудники показали, что направление транспорта веществ в растении определяется интенсивностью метаболизма и процессов развития отдельных органов. Молодые листья еще не отдают ассимилятов, а во время свое-

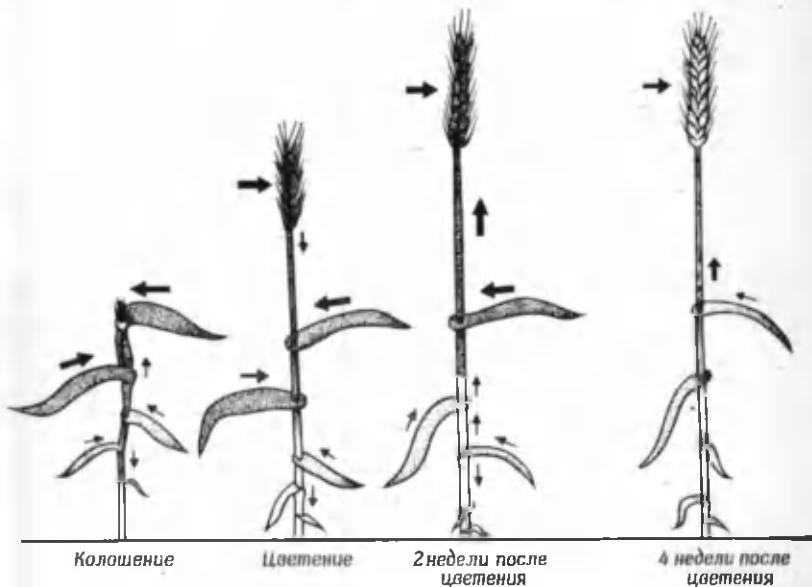


Рис. 69. Образование и распределение ассимилятов в растениях пшеницы. Более темными изображены места особенно обильного образования ассимилятов; толщина стрелок показывает интенсивность оттока ассимилятов. (Stoy, 1966.)

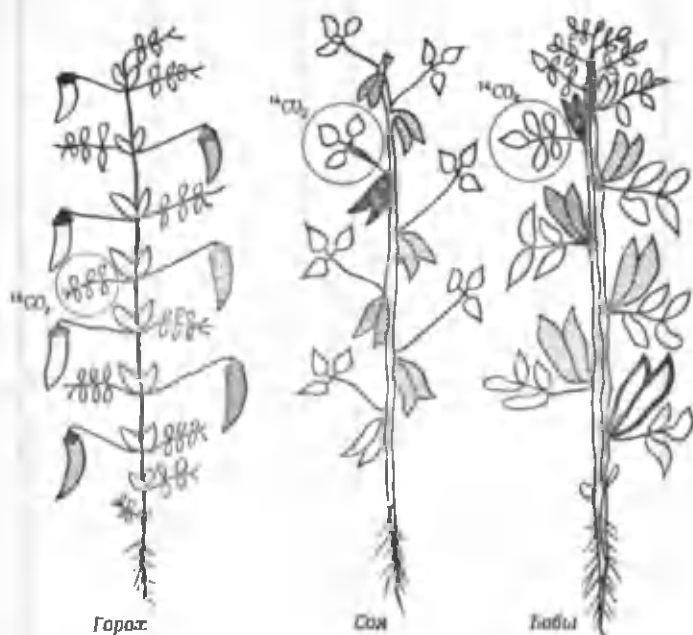


Рис. 70. Поступление ассимилятов из листьев в созревающие плоды гороха, сои и бобов. Зачерненные бобы содержат 35—60% ассимилятов, которые образовались в листе, подкормленном $^{14}\text{CO}_2$ (этот лист на рисунке обведен), заштрихованные накрест — 10—35%, бобы с простой штриховкой — 5—10%, остальные — менее 5%. (Бартков, Зверева, 1974.)

го роста дополнительно получают ассимиляты от более старых листьев или запасующих органов. Взрослые листья поставляют ассимиляты преимущественно потребителю с наибольшей в данный момент «силой притяжения», по направлению к которому существует наиболее крутой градиент концентрации: нижние листья снабжают корневую систему, листья, расположенные выше, — зоны роста побегов и прежде всего цветки и созревающие плоды (рис. 69). Однолетние двудольные вплоть до начала цветения транспортируют основную массу ассимилятов в корень, откуда они в измененной форме возвращаются с транспирационным током в побег. После цветения листья все больше снабжают развивающиеся плоды, так что в конце концов на долю корней уже вряд ли что остается. Ассимиляты, оттекающие от листа, распределяются между многими потребителями (цветками, плодами). С другой стороны, каждый потребитель получает ассимиляты из многих листьев (рис. 70). Этот принцип распределения обеспечивает равномерное снабжение тканей-потребителей и равномерное заполнение запасующих органов.

Точное знание физиологических механизмов, регулирующих распределение ассимилятов в растении, особенно их поступление в семена, плоды и запасные органы, важно для экологического анализа репродуктивной способности растений и для направленного повышения урожайности зерновых и пропашных культур. У зерновых злаков доля сухого вещества зерна в общем сухом веществе надземных органов ко времени уборки урожая колеблется в пределах от 25% (старые сорта кукурузы, рожь) до 50% (рис. ячмень), у бобовых — примерно от 30% (соя) до 60% (фасоль). Путем селекции на распределение ассимилятов, благоприятствующее снабжению семян, удалось повысить весовую долю зерна в общей массе побегов у кукурузы с 24 до 47%, у риса с 43 до 57%.

Ассимиляты транспортируются по узким ситовидным трубкам, которые оказывают также большое сопротивление фильтрации. Несмотря на это, мощность потока ассимилятов велика, так как концентрация сока в ситовидных трубках большей частью весьма значительна: у деревьев этот сок содержит в среднем 20—30% сухого вещества, главным образом сахарозы, у травянистых растений несколько меньше. Механизм дальнего транспорта ассимилятов еще не вполне выяснен, однако многое говорит в пользу передвижения по градиентам концентрации. Кроме того, здесь действует какой-то активный фактор, связанный с функцией клеточеспутниц.

УГЛЕРОДНЫЙ ОБМЕН И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Основы продуктивности

Мерой *продуктивности растительного сообщества* служит количество органического вещества, образуемого растительностью на определенной площади за единицу времени. Годовую выработку органического вещества растительностью относят к покрытой ею поверхности почвы и выражают в тоннах органического сухого вещества на 1 гектар (т/га). Продуктивность растительного покрова (Π) тем больше, чем выше интенсивность нетто-ассимиляции (A_n) видов, составляющих сообщество, чем полнее улавливается падающий свет обширной системой ассимилирующих поверхностей (индекс листовой поверхности, ИЛП) и чем дольше могут растения поддерживать положительный баланс газообмена (продолжительность продуктивного периода, t):

$$\Pi = A_n \cdot \text{ИЛП} \cdot t. \quad (15)$$

Индекс листовой поверхности и продуктивность

Индекс листовой поверхности отражает влияние размеров и расположения ассимилирующих поверхностей. Степень перекрытия ярусов листвы оптимальна для синтеза веществ, если поглощение ФАР, проходящей через лиственную покров, достигает возможного максимума. В случае посевов сельскохозяйственных растений это часто бывает при ИЛП около 4 (рис. 71). При незначительной плотности листвы световое довольствие отдельных растений и связанная с ним A_n были бы больше, но при пересчете

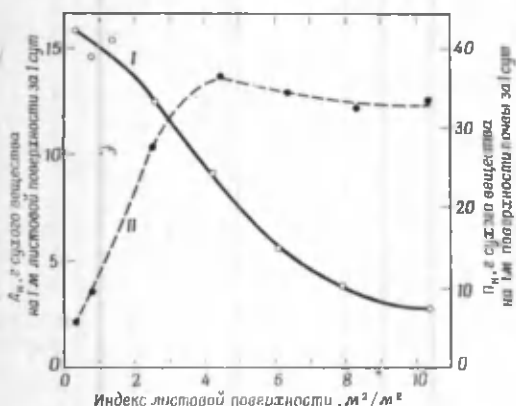


Рис. 71. Отношение между интенсивностью нетто-ассимиляции растений кукурузы (I) и продуктивностью кукурузных плантаций (II) в зависимости от индекса листовой поверхности. (По Williams et al., из Ваеутер, 1971.)

на площадь почвы несомкнутый растительный покров продуцирует меньше сухого вещества, чем сомкнутый. Если растения расположены слишком близко друг к другу и ассимиляционные поверхности многократно перекрываются, то в самых затененных местах не хватает света для того, чтобы все время поддерживать положительный баланс CO_2 . В этом случае урожай с единицы поверхности начинает постепенно снижаться.

Густота облиствения отдельных растений и расстояние между растениями (степень покрытия) не только являются важными факторами продуктивности, но и сами в свою очередь зависят от условий, влияющих на продуктивность. При неблагоприятных условиях питания и плохом водоснабжении растениям не хватает материала для построения большого листового аппарата и индекс листовой поверхности остается недостаточным. В засушливых областях, на бедных каменистых почвах и в местностях с очень коротким продуктивным периодом создаются открытые растительные сообщества, у которых индекс листовой поверхности с уменьшением степени покрытия падает до минимальных величин (см. табл. 13). Это можно особенно отчетливо показать на примере вертикальной поясности (рис. 72). По мере изреживания сомкну-

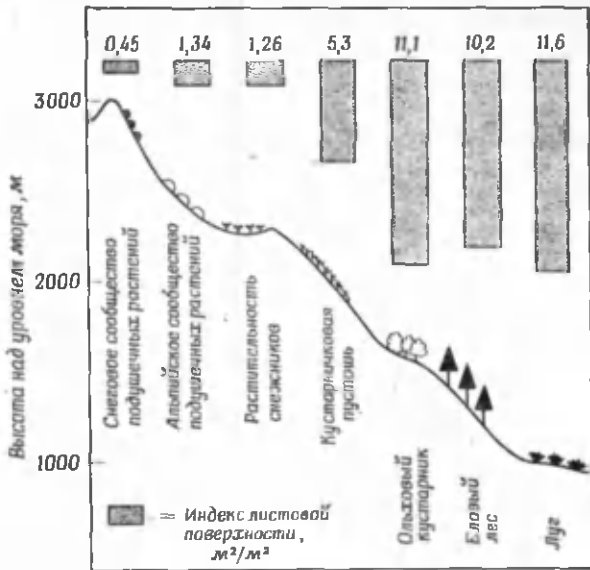


Рис. 72. Индекс листовой поверхности различных типов растительности, расположенных на схеме в соответствии с вертикальной зональностью в Альпах. На границе леса и при переходе к безлесным сообществам с незначительной сомкнутостью индекс скачкообразно уменьшается. (Vateschi, 1951, дополнено из Larcher, Cernusca, Schmidt, 1973.)

того растительного покрова ИЛП падает быстро и местами неравномерно; он зависит тогда главным образом от степени покрытия и в меньшей мере отражает перекрывание листьев. В очень густых сообществах (например, в некоторых хвойных лесах) ИЛП не может превысить 12—14 $\text{м}^2/\text{м}^2$ из-за недостатка света.

Между продуктивностью и количеством хлорофилла существует отношение, сходное с отношением между ИЛП и продуктивностью (см. табл. 13). Чтобы охарактеризовать степень перекрывания фотосинтетически активных слоев в водоемах, обычно указывают содержание хлорофилла в заполненном планктоном столбе воды под 1 м^2 водной поверхности.

Длительность продуктивного периода и урожай органического вещества

Так же как и для углеродного баланса отдельного растения, для годового урожая органического вещества в растительных сообществах определенного района большое значение имеет продолжительность продуктивного периода. Несмотря на умеренную ин-

тенсивность фотосинтеза, может получиться значительное накопление веществ, если благоприятный для ассимиляции период достаточно продолжителен, как, например, в умеренно-теплых зонах и во влажных субтропических и тропических областях. Если ассимиляция возможна только в течение относительно короткого периода (в высокогорьях, в Арктике и в засушливых местностях), то урожаи остаются низкими, даже если растения обладают

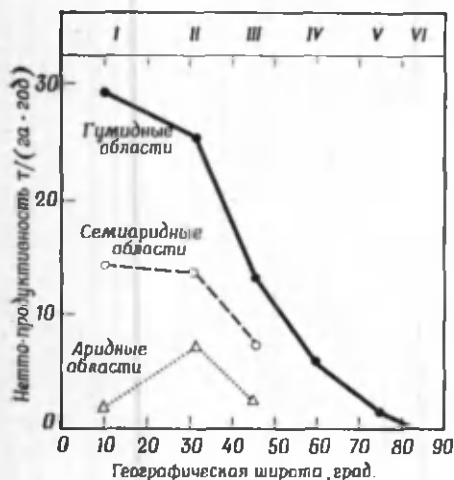


Рис. 73. Зависимость нетто-продуктивности растительного покрова от географической широты и водообеспеченности. В высоких широтах урожай органического вещества снижается из-за недостатка света и тепла и связанного с этим укорочения вегетационного периода, а в низких широтах — главным образом из-за недостатка воды и неблагоприятного распределения осадков. I — тропический пояс; II — субтропический и умеренно-теплый пояс; III — умеренно-холодный пояс; IV — бореальный пояс; V — арктический пояс; VI — полярные льды. (По Базилевич, Родину, Розову, 1971.)

большой фотосинтетической способностью или очень экономно используют свои ассимилянты (рис. 73).

На суше период, благоприятный для эффективного синтеза органических веществ, уменьшается в зависимости от климатических условий и формы роста растений в такой последовательности:

1. Вечнозеленые растения теплых влажных областей с круглогодичной фотосинтетической активностью (например, растения дождевых тропических лесов).

2. Вечнозеленые растения с перерывом продуктивного периода
а) из-за холодного времени года (например, бореальные хвойные деревья);

б) из-за сухого времени года (например, кустарники средиземноморских маквисов).

3. Сезонно-зеленые растения (деревья с опадающей листвой и травянистые растения):

а) с полным использованием периода облиствения в богатых осадками областях (например, лиственные деревья умеренной зоны);

- б) с частичным использованием периода облиствения из-за недостатка света (например, растения нижнего яруса в лиственных лесах);
- в) с частичным использованием периода облиствения из-за засухи (например, деревья в лесостепи).

4. Растения, усваивающие углерод в короткие периоды между длинными неблагоприятными периодами:

- а) листостебельные растения в пустынях с нерегулярным выпадением осадков (100—120 благоприятных дней);
- б) листостебельные растения Арктики и высокогорных областей (60—90 благоприятных дней);
- в) мхи, лишайники и наземные водоросли, поглощающие углерод в короткие периоды после увлажнения или при высокой влажности воздуха.

В холодных морях высоких широт продуктивный период ограничен полярным летом, когда в течение нескольких недель возможна ассимиляционная деятельность без ночного перерыва.

УГЛЕРОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ В ЭКОСИСТЕМЕ

Уравнение продуктивности

Углеродный баланс растительного покрова получается из разности между приходом и расходом. Приходом следует считать общее количество углерода, которое могло быть связано в процессе фотосинтеза в течение года. Эту брутто-продуктивность P_b наземных растений вне лаборатории измерить нельзя — ее (так же как и брутто-фотосинтез) приблизительно вычисляют из нетто-продуктивности и дыхания фитоценоза:

$$P_b = P_n + D. \quad (16)$$

Накопленный углерод (нетто-продуктивность) используется на построение органических веществ, которые в течение года частично теряются в виде опада (Оп) или потребляются консументами (К). Потери складываются из сбрасывания листьев, цветков, плодов и отмерших ветвей, сгнивания мертвых корней и, кроме того, поедания животными и потребления паразитами и симбионтами (микоризой), а также из потери ассимилятов в жидком виде с корневыми выделениями. Остающийся чистый прирост увеличивает растительную массу на единицу поверхности почвы (биомасса Б, в сущности фитомасса); он представляет собой годовое изменение запаса сухого вещества в фитоценозе:

$$P_n = \Delta B + \text{Оп} + \text{К}. \quad (17)$$

Все эти величины можно определить непосредственно, и путем их суммирования находят обычно нетто-продукцию (пример

Таблица 11. Продукция и потери вещества в лесах (годовой баланс); все данные в тоннах сухого вещества на 1 га

Фитоценоз	60-летний буковый лес, Дания		Тропический влажный лес, Таиланд	
Авторы	Mar-Möller, Müller, Nielsen, 1954		Kira, Ogawa, Yoda, Ogino, 1964; Yoda, 1967	
ИЛП	5,6		11,4	
Годовой прирост фитоценоза	ΔB	% от P_0	ΔB	% от P_0
Листва	0		0,03	
Стебли	5,3		2,9	
Корни	1,6		0,2	
<i>Сумма.</i>	6,9	35	3,13	2
Годовой опад, Оп				
Листва	2,7		12,0	
Стебли	1,0		13,3	
Корни	0,2		0,2	
<i>Сумма:</i>	3,9	20	25,5	20
$P_n = \Delta B + Оп$	10,8	55	28,6	22
Годовое потребление на дыхание				
Листва	4,6		60,1	
Стебли	3,5		32,9	
Корни	0,7		5,9	
<i>Сумма</i>	8,8	45	98,9	78
$P_0 = P_n + Д$	19,6	100	127,5	100
$ЭК_n$	2,23		1,20	

расчета приведен в табл. 11). Проводить определения в природных фитоценозах непросто; данные о продуктивности для лесов и других многоярусных многолетних сообществ следует понимать как ориентировочные величины, если достоверность их не подтверждена путем параллельного применения нескольких различных методов.

Уравнение продуктивности предложил П. Бойсен-Йенсен, который еще в 1932 г. выяснил существующие взаимосвязи и тем самым заложил основы каузально-аналитической экологии продуктивности. Он назвал прирост биомассы (+ ΔB) «нетто-продукцией»; под этим он понимал годовую выработку продуктов, которые у однолетних растений откладываются главным образом в семенах и плодах, у многолетних травянистых растений — в запасующих органах, а у деревьев идут большей частью на прирост древесины. В случае сельскохозяйственных растений это включает и тот урожай, который собирает человек (используемый прирост). В природной экосистеме важен не хозяйственный урожай

фитоценоза, а поток энергии во всей пищевой цепи, в которой используется продукция растений. Поэтому при исследовании экосистем пользуются более точным понятием «первичная продукция», если имеют в виду исключительно продукцию автотрофных растений. Кроме того, для экосистемы безразлично, кто извлекает пользу из первичной продукции — сами растения для своего прироста, животные путем поедания растений, почвенные организмы при разложении подстилки или человек. В отличие от Бойсен-Иенсена и более старых авторов в настоящее время в экологической литературе под первичной нетто-продукцией чаще всего понимают все сухое вещество, выработанное растениями. Уравнение (17) соответствует этой формулировке, общепринятой сейчас в экологии продуктивности.

Доля потерь на дыхание

Значительная часть фотосинтетически усвоенного углерода расходуется на дыхание и не может быть использована для построения тела растений. Затрату части брутто-продукции на дыхание можно отразить при помощи экономического коэффициента продуктивности ($\text{ЭК}_п$). В отличие от экономического коэффициента фотосинтетической способности ($\text{ЭК}_ф$, см. формулу 10) $\text{ЭК}_п$ относится не только к листьям и к благоприятным для продуктивности условиям, но показывает отношение между брутто-продуктивностью фитоценоза и дыханием всех частей растений в природных условиях и в течение длительного промежутка времени (вегетационного периода, года). Таким образом, $\text{ЭК}_п$ — усредненная величина для дневных и ночных часов, для периода продуктивности и покоя, но прежде всего она отражает баланс CO_2 растения в целом со всеми его зелеными и незелеными частями:

$$\text{ЭК}_п = \frac{P_б}{D} \approx \frac{P_n + D}{D}. \quad (18)$$

$\text{ЭК}_п$ равняется 2, если одинаковое количество ассимилятов разлагается при дыхании и откладывается в виде сухого вещества. Нередко расходы на дыхание выражают не в форме отношения, а в процентах или в виде десятичной дроби (как в табл. 11). $\text{ЭК}_п$, равному 2, соответствует относительная доля дыхания 50% (или 0,5).

Для планктонных популяций, лугов и полей хлебных злаков величина $\text{ЭК}_п$ близка к величине экономического коэффициента фотосинтетической способности листьев. В многоярусных сообществах древесных растений (леса, кустарничковые пустоши) с относительно очень большой фотосинтетически непродуктивной массой он снижается до одной трети экономического коэффициента фотосинтетической способности. Девственные леса влажных тро-

пиков расходуют на дыхание особенно много продуктов фотосинтеза — свыше 70% (см. табл. 11).

Можно вычислить экономический коэффициент и для экосистемы в целом, $ЭК_c$, в котором будут учитываться и потери на дыхание гетеротрофных организмов. $ЭК_c$ характеризует состояние развития экосистемы: зрелые климаксовые экосистемы имеют $ЭК_c$ около 1, т. е. первичная брутто-продукция целиком расходуется на потребности энергетического обмена всех компонентов экосистемы. Для развивающихся же экосистем, биомасса которых непрерывно увеличивается, $ЭК_c$ составляет около 1,3—1,5. Если первичная продуктивность резко снижается (например, в результате нападения вредителей), экономический коэффициент экосистемы падает ниже 1.

Потери вещества и прирост массы

Отношение потерь вещества ($Оп$ и $К$) к годовой первичной нетто-продукции — решающая характеристика углеродного баланса экосистемы. В зависимости от первичной нетто-продукции и масштаба потерь запас органической массы фитоценоза может расти (прирост биомассы, $+ΔБ$), оставаться неизменным ($ΔБ=0$) или уменьшаться ($-ΔБ$). Какая из этих возможностей реализуется в данной экосистеме, зависит главным образом от ее видового состава, ее динамики (возраста, стадии сукцессии) и степени воздействия естественных и антропогенных неблагоприятных факторов.

1. Леса, несомкнутые древесные сообщества и кустарничковые пустоши. Сообщества древесных растений в начале своего развития проходят продуктивную фазу, в которой большинство растений молоды. Листья должны снабжать питательными веществами относительно небольшую массу стеблей и корней, $ЭК_n$ имеет благоприятную величину, и поэтому первичная нетто-продукция велика. Остается значительный излишек органического вещества, который из года в год заметно увеличивает фитомассу сообщества (рис. 74).

Фаза продуктивного роста по мере увеличения возраста фитоценоза переходит в фазу зрелости, в которой величина $ΔБ$ вначале еще положительна, а в последующий период колеблется около нуля. Снижение прироста вызывается не увеличением потерь, а уменьшением первичной нетто-продуктивности по мере развития фитоценоза. Чем крупнее становятся деревья, тем менее благоприятно соотношение между зелеными и незелеными тканями. Это приводит к тому, что выработанных при фотосинтезе веществ хватает только на обновление листвы и на дыхание огромной разросшейся массы побегов и корней. В лиственных лесах

прирост массы древесины прекращается, когда доля листвы становится меньше 1% общей массы.

2. Травяные сообщества, образованные злаками и разнотравьем. В течение продуктивного периода фитомасса быстро нарастает, одновременно часть побегов и корней отмирает или поедается животными. В неиспользуемых травяных сообществах к концу вегетационного периода листья желтеют и засыхают, часть системы побегов, а также корней отмирает. В степях опад составляет

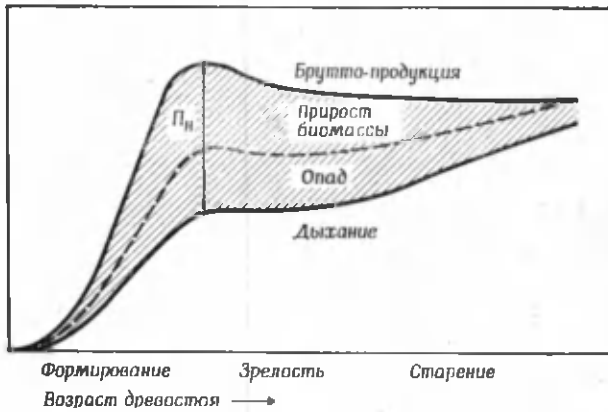


Рис. 74. Схематический график изменения брунто-продукции, нетто-продукции (P_n — вся заштрихованная область), прироста биомассы (заштрихованная область над прерывистой линией), опада (заштрихованная область под прерывистой линией) и дыхания однородного древостоя с увеличением его возраста. (Kira, Shidei, 1967.)

больше половины образовавшейся в год фитомассы, а в пустынных сообществах, где много эфемеров, — от 60 до 100%. На сенокосных лугах и пастбищах фитомасса в течение вегетационного периода непрерывно отчуждается, поэтому K больше, чем Op . Различие между потерями от поедания животными и отмиранием листьев состоит прежде всего в том, что поедаются фотосинтетически вполне активные ассимилирующие органы; чрезмерный выпас (K больше половины P_n) ставит под угрозу брунто-продуктивность. Напротив, после окончания вегетационного периода вся надземная фитомасса может отмирать без ущерба для экосистемы.

В ненарушенных и в находящих в хозяйственном пользовании травяных фитоценозах ΔB колеблется около нуля. В засушливых областях с изменчивыми осадками значения ΔB могут быть в разные годы резко положительными или резко отрицательными, однако многолетнее среднее опять-таки приближается к нулю.

3. Экосистемы водоемов. В популяциях планктонных организмов первичная нетто-продукция проявляется прежде всего в увеличении численности микроскопических водорослей, большей частью короткоживущих, в эвфотической зоне. Ими питается множество различных консументов. Доля поедаемой массы (K) велика, в среднем ее следует оценивать в $2/3$ первичной нетто-продукции. Потеря биомассы вследствие отпада меньше, но определить ее можно только приближенно. Отпадом в фитопланктоне считают те клетки, которые под действием силы тяжести или с течением воды опускаются ниже компенсационной глубины. Скорость опускания зависит от размеров, формы и удельного веса организмов, а также от движения воды и от температуры. В прохладных водоемах при 6°C большинство водорослей опускается в среднем на 3 м в день, а при 20°C — вдвое быстрее. Для водных экосистем характерны две особенности: чередование фаз продуктивного роста и протективной фазы, или фазы равновесия (подобное тому, что наблюдается в лесах), и высокая доля потерь вследствие поедания (как на сенокосных лугах и пастбищах). Поэтому в экосистеме водоема $K \geq \text{Оп}$, а сумма этих величин больше $\Delta\text{Б}$.

Оборот массы и мобилизация углерода

Первичные продуценты непрерывно создают массу органического вещества, которое идет на построение их тела, а затем непосредственно или окольным путем (через цепь консументов) попадает в почву. Опад накапливается в виде слоя подстилки на почве.

Таблица 12. Количество подстилки, образующейся за год, т/га (по данным различных авторов)

Леса	5—9
Тропические злаковники	10—15
Луга умеренной зоны	6—10
Степи	1—5
Арктическая тундра	0,05—0,5
Пустыни	0,01—0,05

Запас подстилки в экосистеме зависит от ее количества, образовавшегося за год, и от скорости ее разложения. Больше всего подстилки образуется в тропических злаковниках, затем следуют луга, леса и фитоценозы засушливых районов и холодных зон (табл. 12). С другой стороны, скорость разложения зависит от характера подстилки и от почвенных и климатических условий.

Скорость разложения подстилки определяется в основном ее специфическим составом: преимущественно целлюлозный материал разлагается в три раза быстрее, чем сильно одревесневший опад, богатый дубильными веществами (например, вечнозеленые листья и хвоя, см. рис. 75). В дождевых тропических лесах органический опад разлагается за 1—2 года, в лиственных лесах умеренной зоны разложение годовичного опада длится 2—4 года (период полураспада опавшей листвы *Carpinus* около 9 мес, *Quercus*

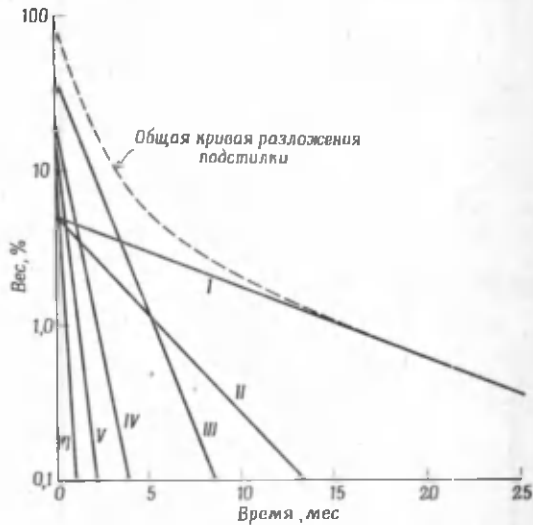


Рис. 75. Скорость разложения подстилки (общая кривая) и ее компонентов (экспоненциальные кривые). I — фенол; II — воска; III — лигнин; IV — целлюлоза; V — гемицеллюлоза; VI — сахара. (По Minderman, из Chapman, 1976.)

около 15 мес, *Fagus* около 2 лет), в хвойных лесах — 4—5 лет, в горных лесах, кустарничковых пустошах и тундрах — десятки лет (период полураспада для ассимилирующих побегов *Calluna* в атлантическом климате составляет 5 лет). В степях разложение происходит периодически, весной и летом до начала засушливого периода оно идет быстро, а позже — медленно, так что слой подстилки толще всего зимой, а летом он тонок. В ненарушенной экосистеме устанавливается равновесное соотношение между фитомассой, запасом подстилки и количеством органического вещества в почве, которое характерно для флористического и возрастного состава растительного покрова и регулируется климатическими и почвенными факторами (рис. 76, 77 и 81).

Подстилка постепенно разлагается сапротрофами через ряд промежуточных этапов до таких трудно расщепляемых веществ, как лигнин, кутин, гуминовые вещества и др., и, наконец, до минеральных конечных продуктов (см. стр. 151 и 196). При этом вновь высвобождается связанная растениями CO_2 .

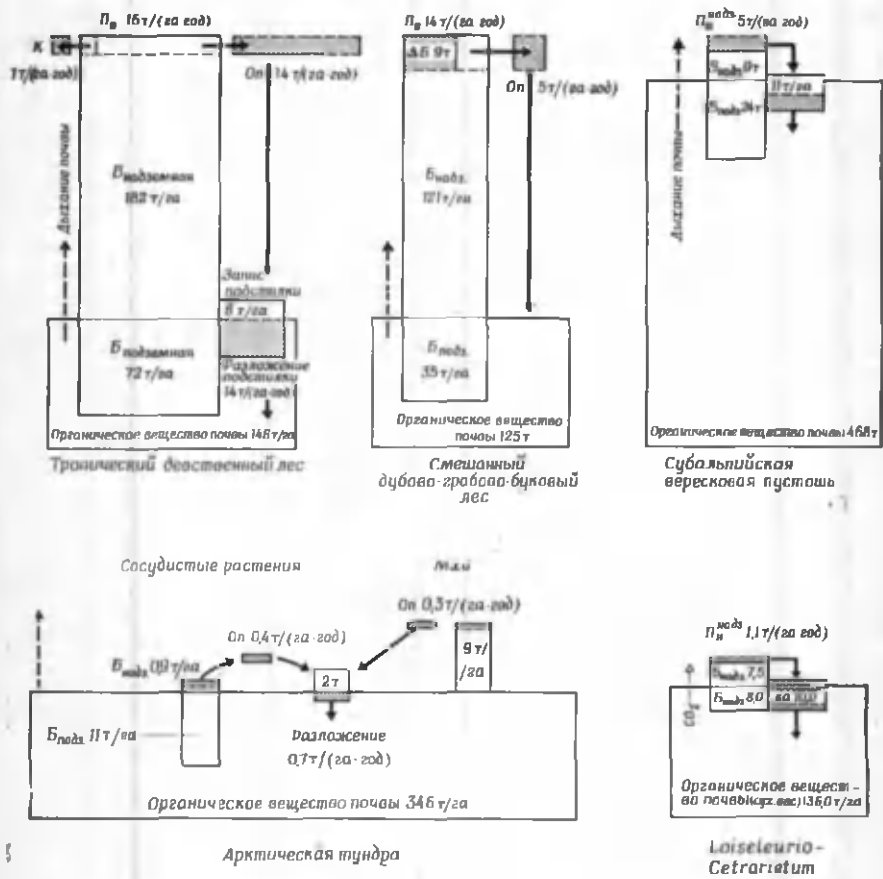


Рис. 76. Запас биомассы и оборот сухого органического вещества в девственном дождевом тропическом лесу на о. Пуэрто-Рико (Odum, Pigeon, 1970), в смешанном лиственном лесу в Бельгии (Duvigneaud, Denaeyer-de Smet, 1970), в субальпийской вересковой пустоши и несомкнутом ценозе *Loiseleurio-Cetrarietum* в Альпах (Larchet, 1977) и в арктической тундре Канады (Bliss, 1975). Прямоугольники — запас органического сухого вещества, т/га. Участки, отделенные прерывистыми линиями, и заштрихованные участки — годовой оборот сухого вещества, т/(га·год). В бельгийском смешанном лиственном лесу годовая нетто-продукция (P_n) в качестве годового прироста (ΔB) увеличивает запас биомассы в экосистеме; в случае тропического девственного леса можно учесть также потери от поедания консументами (K). Большая часть годовой продукции органического вещества поступает через опад ($Оп$) в почву. В зависимости от скорости разложения накапливаются различные количества подстилки и органического вещества в почве.



Рис. 77. Запас органического углерода в зеленой массе (листве), древесине, подстилке и гумусе в лесах областей с различным климатом и в субальпийском верещатнике. В дождевом тропическом лесу и в вечнозеленых лесах умеренно теплой юны углерод связан главным образом в растительной массе; подстилка быстро разлагается, и в почве находится лишь небольшое количество органического вещества. Напротив, в субальпийской зоне в подстилке и в гумусе заключено больше органического вещества, чем в растительном покрове, — прежде всего потому, что при господствующих там прохладных влажных условиях разложение веществ в почве идет гораздо медленнее, чем в более теплых районах. (Yoda, Kira, 1969; Larcher, 1977.)

Дыхание почвы

Разложению органического вещества и образованию CO_2 в почве способствуют такие факторы, как обильное поступление субстрата, подходящие значения pH (от слабокислой до слабощелочной реакции), достаточное количество кислорода, влага и тепло. В этом случае содержание CO_2 в почве может повыситься до 0,5—1,5 об. %, т. е. стать в 50 раз больше, чем в атмосфере. В почве, густо пронизанной корнями, до 10% CO_2 , содержащейся в почвенном воздухе, поступает из дышащих корней растений.

Выделение CO_2 в прилегающий к почве слой воздуха называют дыханием почвы. Передвижение газов из почвы в атмосферу и внутри почвы происходит тем лучше, чем больше объем почвенных пор и чем меньше они заполнены водой. В почве важнейшим механизмом выравнивания концентрации CO_2 является диффузия, а на поверхности большую роль играет также движение воздуха. Дыхание почвы — весьма ценный показатель интенсивности расхода органического вещества в почве; при повышении температуры оно возрастает с Q_{10} , равным 2, а при одинаковой температуре оно достигает максимума при высокой влажности почвы, но не при переувлажнении. В умеренной климатической зоне почвы под лесом и лугом выделяют за 1 ч в среднем 0,1—1 г CO_2 на 1 м² поверхности, а более бедные почвы соответственно меньше.

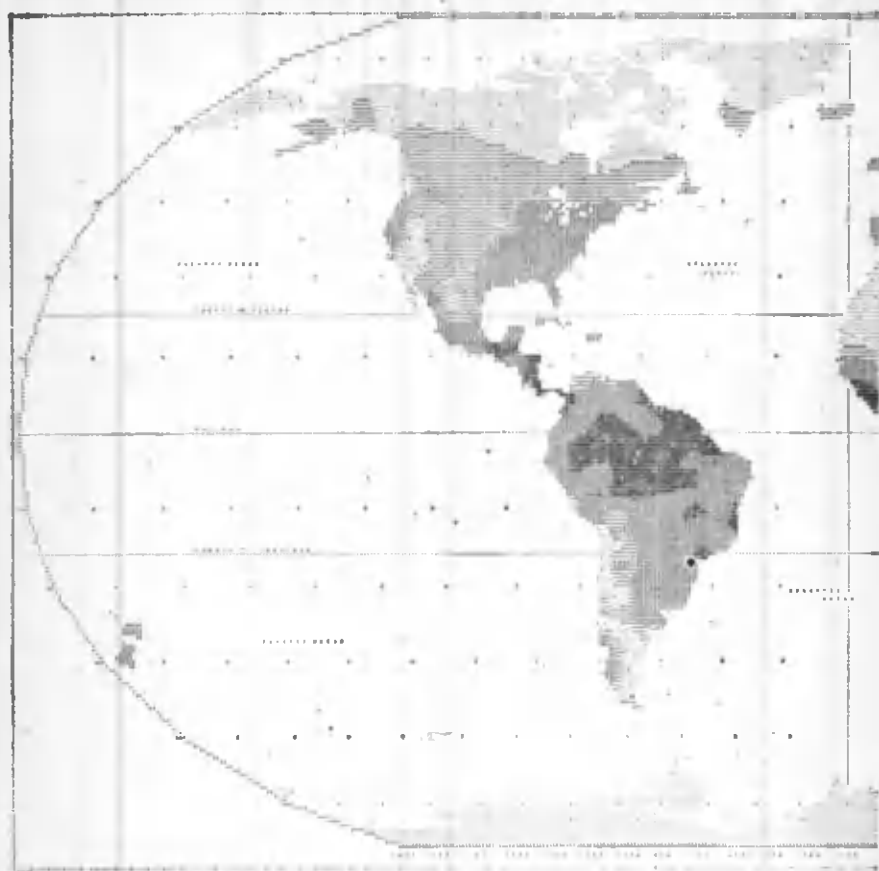
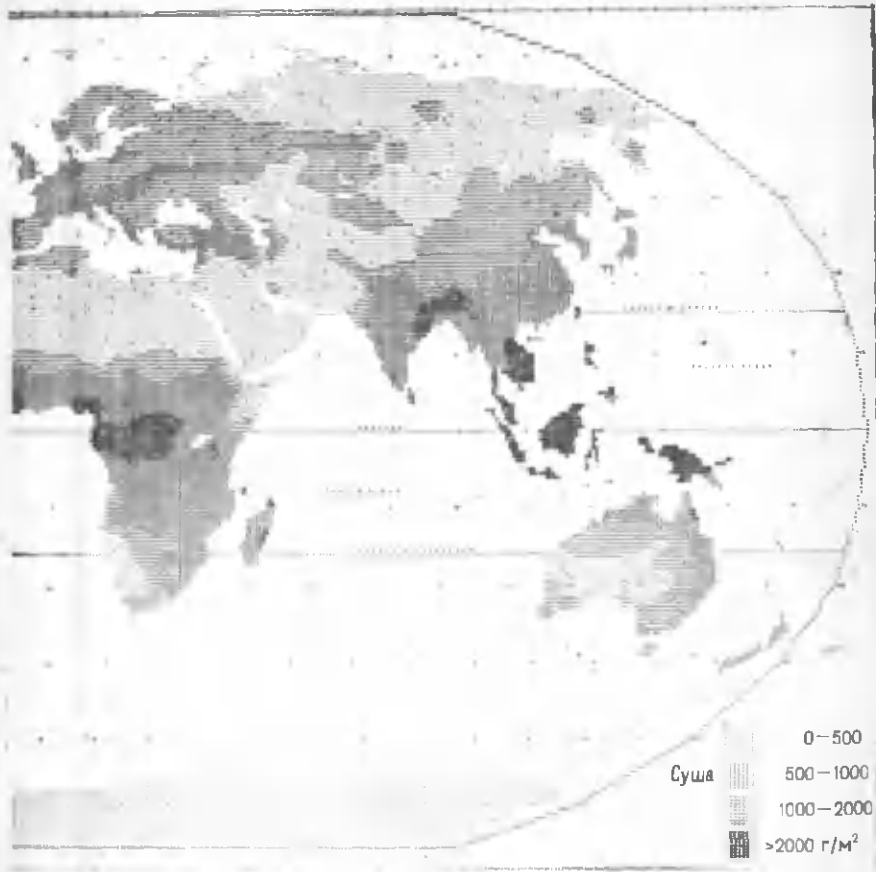


Рис. 78А. Первичная нетто-продуктивность (в граммах сухого вещества на 1 м^2)

ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ЗЕМЛИ

На всем земном шаре по максимальной оценке Лита (Lieth) растения ежегодно связывают около $155 \cdot 10^9$ т углерода, из них $95 \cdot 10^9$ т (61%) на суше и $60 \cdot 90^9$ т (39%) в водоемах (табл. 13).

Высокая первичная продуктивность ограничена теми районами суши и моря, где растительность получает воду, тепло и питательные соли в оптимальном сочетании. На суше это тропики, в воде — зоны между 40 и 60° северной и южной широты (рис. 78А и 78Б). Наибольшую продуктивность мы находим у границы воды и суши — в прибрежных мелководьях и на коралловых рифах, в дождевых тропических лесах, зарослях злаков в условиях силь-



за год) на суше. (Lieth, 1972.)

ного увлажнения и заболоченных территориях теплых стран (табл. 13 и рис. 79). Большая часть поверхности суши и воды на Земле не отличается высокой продуктивностью. На суше почти всегда не хватает воды, в Арктике и в высокогорьях к тому же холод укорачивает продуктивный период. В тропических морях продуктивность лимитируется недостатком питательных веществ, в приполярных морях — недостатком света. Между оптимальной и пессимальной продуктивностью можно найти, в зависимости от местных условий питания, от типа и структуры растительного сообщества и от масштабов воздействия человека, все переходные уровни; при этом нередко встречаются значительные различия между близкими участками. При интенсивном землепользовании

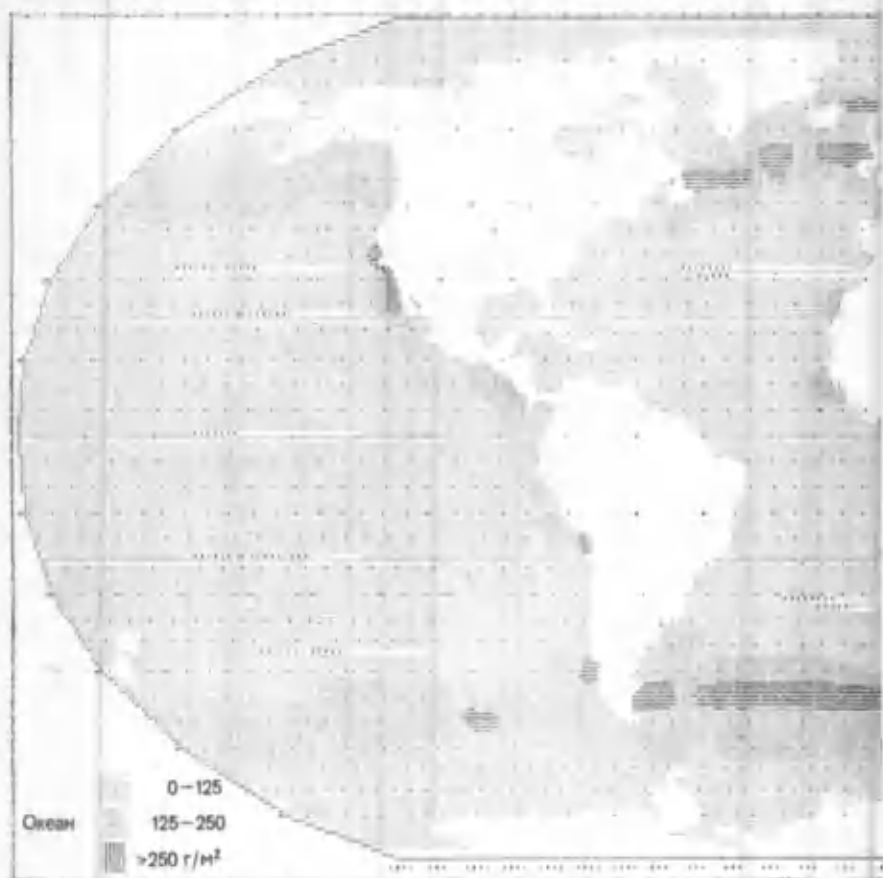


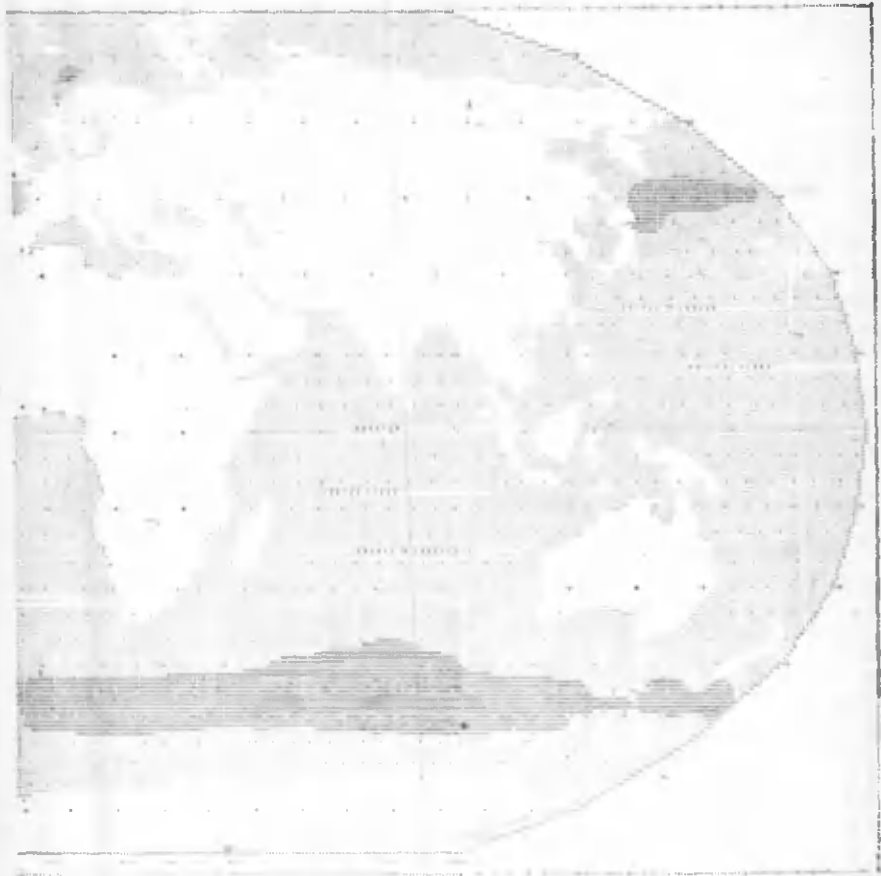
Рис. 78Б. Первичная нетто-продуктивность моря (в граммах сухого вещества на

можно получать с единицы площади урожай значительно выше первичной продуктивности, которую давали бы в том же районе естественные сообщества. Однако в мировом масштабе сельскохозяйственные урожаи все еще намного ниже возможных, главным образом из-за недостаточной агротехники, экстенсивного ведения хозяйства, неполного использования продуктивного периода и возделывания низкокачественных сортов.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭНЕРГИИ РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ

Степень использования энергии света при фотосинтезе

Коэффициент полезного действия ϵ , с которым растение преобразует световую энергию в химическую, это



1 м² за год). Карта, составленная с помощью компьютера по данным Hsiao, Van Wyk и Lieth; оригинал рисунка представил Н. Lieth.

$$\varepsilon_{\Phi} = \frac{\text{Аккумулированная химическая энергия} \cdot 100}{\text{Поглощенная световая энергия}} \quad (19)$$

ε_{Φ} — коэффициент полезного действия фотосинтеза — показывает, сколько процентов поглощенной световой энергии было запасено в форме энергии химических связей при превращении углекислоты в углеводы. В процессе фотосинтеза на 1 г ассимилированного углевода используется 15,9 кДж (3,8 ккал) энергии. Умножение этого коэффициента на интенсивность брутто-фотосинтеза дает количество связанной энергии. Разумеется, все ве-

Таблица 13. Растительный покров Земли: распределение нетто-продуктивности, ИЛП и хлорофилла (по Lieth, Whittaker, 1975)

Тип растительности (или зона)	Площадь, км ² · 10 ⁶	Первичная нетто-продуктивность (образование сухого органического вещества)			ИЛП		Количество хлорофилла (среднее значение), г/м ²
		диапазон величин, т/(га·год)	среднее значение, т/(га·год)	сумма на единицу площади, т/год	диапазон величин, м ² /м ²	наиболее частое значение, м ² /м ²	
Континенты	149,0		7,8	117,5		4,3	1,5
Тропические леса	17,0	10—35	22,0	37,4	6—16	8	3,0
Леса, обливственные в период дождей	7,5	10—25	16,0	12,0		5	2,5
Летнезеленые леса	7,0	6—25	12,0	8,4	3—12	5	2,0
Вечнозеленые леса умеренной зоны	5,0	6—25	13,0	6,5	3—14	12	3,5
Бореальные леса	12,0	4—20	8,0	9,6	7—15	12	3,0
Заросли сухих кустарников и редколесье из жестко-листных деревьев	8,5	2—12	7,0	6,0	4—12	4	1,6
Саванны	15,0	2—20	9,0	13,5	1—5	4	1,5
Луга и степи	9,0	2—15	6,0	5,4		3,6	1,3
Тундра и горы	8,0	0,1—4	1,4	1,1	0,5—2,5	2	0,5
Кустарничковые пустыни	18,0	0,1—2,5	0,9	1,6		1	0,5
Сухие пустыни, льды	24,0	0—0,1	0,03	0,07		0,05	0,02
Поля и плантации	14,0	1—40	6,5	9,1	4—12	4	1,5
Болота, марши	2,0	8—60	30	6,0		7	3,0
Внутренние водоемы	2,0	1—15	4	0,8			0,2
Океаны	361,0		15,5	55,0			0,05
Открытое море	332,0	0,02—4	12,5	41,5			0,03
Зона подъема глубинных вод	0,4	4—10	5	0,2			0,3
Прибрежные зоны	26,6	2—6	3,6	9,6			0,2
Коралловые рифы и приливные зоны	0,6	5—40	25	1,6			2,0
Солоноватые воды	1,4	2—40	15	2,1			1,0
Весь земной шар	510		3,38	172,5			0,48

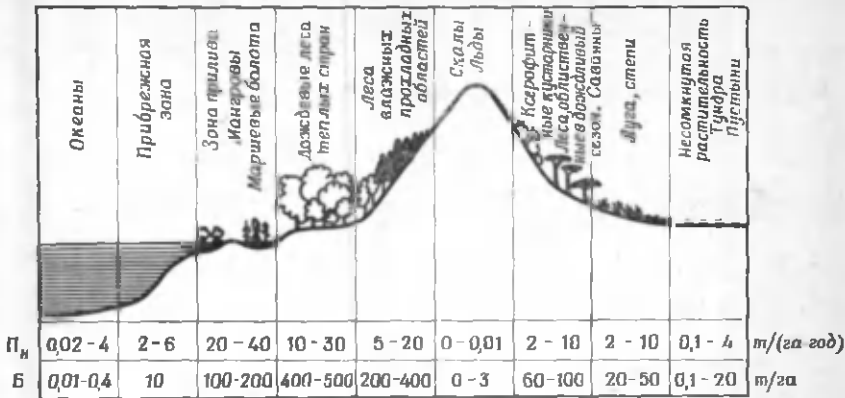


Рис. 79. Различия в первичной продуктивности (P_n) и в запасе растительной биомассы экосистем (B) на Земле. Все данные в тоннах сухого вещества. [Займствовано у Odum (1959) с использованием данных из расчетов Whittaker (1970), Базилиевич и Родина (1971) и Lieth (1972).]

личины должны быть пересчитаны на одинаковую поверхность и одинаковый промежуток времени. Для отдельных листьев к. п. д. фотосинтеза при особо благоприятных условиях достигает 15% (у C_4 -злаков до 24%), однако в большинстве случаев листья работают с к. п. д. 5—10% или даже меньше; в культурах водорослей возможны величины к. п. д. 12—15%.

Использование радиации растительным покровом

К. п. д. для первичной продуктивности ($\epsilon_{п}$) вычисляют из брутто-продуктивности растительного покрова (P_6), выраженной числом калорий, связанных за год на 1 м^2 поверхности почвы, и из количества поглощенной за это же время ФАР на ту же единицу поверхности почвы (I_a)

$$\epsilon_{п} = \frac{P_6 \text{ (ккал} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}\text{)}}{I_a \text{ (ккал} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}\text{)}} \cdot 100. \quad (20)$$

Если поглощаемая ФАР не измерялась, то ее можно вычислить приближенно из данных для всей падающей коротковолновой радиации между 0,3 и 3 мкм, умножив количество последней на коэффициент 0,4¹. Содержание энергии в образованной фито-

¹ Доля ФАР (0,4—0,7 мкм) во всей падающей коротковолновой радиации (0,3—3 мкм) в среднем за длительный период составляет 45% (Monteith, 1965); из падающей ФАР растения поглощают около 90% (Yocum, Allen, Lemon, 1964, см. также рис. 6).

Таблица 14. Содержание энергии в сухом органическом веществе растений (по данным многих авторов)

Растительный материал	Содержание энергии	
	ккал/г	кДж/г
Планктонные водоросли	4,6—4,9	19,3—20,5
Бурые водоросли	4,4—4,5	18,4—18,9
Лишайники, мхи	3,4—4,6	14,2—19,3
Большинство травянистых листовостебельных растений		
Побеги	3,8—4,3	15,9—18,0
Корни	3,2—4,7	13,4—19,7
Семена	4,4—5,0	18,4—21,0
Бобовые	4,4—4,9	18,4—20,5
Листостебельные эпифиты	3,8—4,0	15,9—16,8
Листопадные деревья		
Листья	3,9—4,8	16,3—20,1
Древесина ствола	4,2—4,6	17,6—19,3
Корни	4,0—4,7	16,8—19,7
Лиственные деревья вечнозеленых тропических лесов		
Листья	3,8—4,1	15,9—17,2
Древесина ствола	3,9—4,2	16,3—17,6
Корни	3,9—4,2	16,3—18,6
Средиземноморские склерофиллы		
Листья	4,8—5,2	20,1—21,8
Древесина ствола	4,5—4,7	18,9—19,7
Корни	4,2—4,7	17,6—19,7
Вечнозеленые хвойные деревья		
Хвоя	4,9—5,0	20,5—21,0
Древесина ствола	4,7—4,8	19,7—20,1
Вересковые кустарнички		
Листья	5,0—5,6	21,0—23,5
Оси побегов	5,1—5,8	21,4—24,3
Пустынные кустарники		
Листья	4,9—5,4	20,5—22,6
Оси побегов	4,5—5,0	18,9—21,0
Кактусы		
Кора	3,7—4,0	15,5—16,8
Ксилема	4,2—4,7	17,6—19,7
Различные вещества растений		
Глюкоза	3,7	15,5
Крахмал, целлюлоза	4,2	17,6
Сырой белок	5,5	23,0
Жир	9,3	38,9
Лигнин	6,3	26,4
Изопрен	11,2	46,9

Таблица 15. Величины к. п. д. для использования радиации растительным покровом на Земле (данные о годовом использовании радиации по Lieth, 1972; годовая радиация по расчетам разных авторов, из Geiger, 1965)

Типы растительности (или зоны)	(1) Среднегодовое связывание энергии в первичной нетто-продукции, ккал/(м ² ·год)	(2) Вычисленное ¹⁾ связывание энергии в брутто-продукции, ккал/(м ² ·год)	(3) Годовая сумма радиации, полученной земной поверхностью (суммарная коротковолновая радиация), ккал/(м ² ·год)	(4) Годовая сумма радиации, используемой для фотосинтеза ²⁾	(5) Среднегодовой к. п. д. использования радиации, вП. % ³⁾	(6) Использование энергии в расчете на нетто-продукцию, % ⁴⁾
Континенты						
Дождевые тропические леса	8200	25 000	1400·10 ⁹	560·10 ⁹	4,5	1,5
Летнезеленые лиственные леса	4600	7 100	1100·10 ⁹	440·10 ⁹	1,6	1
Жестколистные рощи	3900	6 000	1500·10 ⁹	600·10 ⁹	1	0,65
Бореальные хвойные леса	2400	3 700	800·10 ⁹	320·10 ⁹	1,1	0,75
Тропические травяные сообщества	2800	3 500	1400·10 ⁹	560·10 ⁹	0,6	0,5
Злаковники умеренной зоны	2000	2 300	1000·10 ⁹	400·10 ⁹	0,6	0,5
Тундры	600	900	600·10 ⁹	240·10 ⁹	0,4	0,25
Полупустыни	300	350	1800·10 ⁹	720·10 ⁹	0,05	0,04
Площади сельскохозяйственного пользования	2700	3 200	1100·10 ⁹	440·10 ⁹	0,7	0,6
Океаны						
Открытое море	600	670	1200·10 ⁹	480·10 ⁹	0,14	0,12
Прибрежные зоны	1600	1 800	1200·10 ⁹	480·10 ⁹	0,4	0,35

¹⁾ Вычислено из первичной нетто-продуктивности (колонка 1) с использованием средних экономических коэффициентов продуктивности.

²⁾ Доля поглощаемой ФАР от всей падающей коротковолновой радиации (колонка 3) составляет по Yocum et al. (1964) около 40%.

³⁾ вП вычислен из брутто-продуктивности (колонка 2) и поглощаемой ФАР (колонка 4).

⁴⁾ Вычислено из связывания энергии нетто-продукцией (колонка 1) и поглощаемой ФАР (колонка 4).

массе определяют калориметрически по *теплоте сгорания* соответствующих проб¹. Теплота сгорания велика при высоком содержании С в сухом органическом веществе, она различна для разных видов растений и разных органов (табл. 14) и изменяется в течение года. Для приближенных расчетов содержание энергии в 1 г сухого органического вещества можно считать равным 18,5 кДж (4,5 ккал).

При условиях ассимиляции, изменяющихся во времени и пространстве, растительные сообщества работают в течение продуктивного периода в среднем с к. п. д. ниже 2—3%, а интенсивные сельскохозяйственные культуры — в лучшем случае до 6% (посевы риса). Менее продуктивные сообщества достигают к. п. д. всего лишь порядка нескольких промилле; это относится и к большей части морей (табл. 15). По сравнению с максимальной возможными значениями к. п. д. фотосинтеза использование радиации в экологических условиях крайне незначительно. Растительный покров не в состоянии полностью использовать все светлые часы — именно в тех областях, где поглощаются наибольшие суммарные количества радиации (между Северным и Южным тропиками и на больших высотах над уровнем моря), продуктивный период короток. В тропической зоне находятся резко выраженные пояса высокого атмосферного давления с малой облачностью, а потому с сильной инсоляцией (см. рис. 5). Однако в то же время пояс высокого давления особенно беден осадками, а потому продуктивность растительного покрова в этой области особенно низка (см. рис. 78). Как показывает мировая карта использования радиации для образования органического вещества растительным покровом, на первых местах в этом отношении находятся узкие полосы около экватора и умеренные широты.

РОЛЬ РАСТЕНИЙ В УГЛЕРОДНОМ БАЛАНСЕ ЗЕМЛИ

Запас углерода на Земле

Общий запас соединений углерода на Земле оценивается в $26 \cdot 10^{15}$ т С. Подавляющая масса углерода связана в неорганических веществах и лишь около 0,05% — в органических (табл. 16).

¹ Теплота сгорания какого-либо вещества — это количество энергии, которая освобождается при его сгорании в форме тепла, ΔH . Между ΔH и свободной энтальпией, ΔG (величиной, определяющей кинетику реакции), существует в случае глюкозы следующее различие: $\Delta H = -2,83$ МДж (-675 ккал), $\Delta G = -2,87$ МДж (-686 ккал).

Таблица 16. Запасы углерода на Земле (по Müller, 1960; Vuch, 1960; Volin, 1970); все данные в миллиардах тонн углерода

Запасы неорганического углерода

Атмосфера	700
Гидросфера	
Внутренние водоемы	250
Море, поверхностные воды	500
Море, глубинные воды	34 500
Литосфера	
Уголь, нефть	7 500
Горные породы	25 000 000

Органический углерод

Биомасса наземных организмов	410
Биомасса морских организмов	>10
Органический опад и почва (суша)	710
Детрит и органические отложения (море)	3 000

Органический углерод

Органический углерод находится в биосфере и в верхних слоях литосферы: 64% всего запаса органического углерода содер-

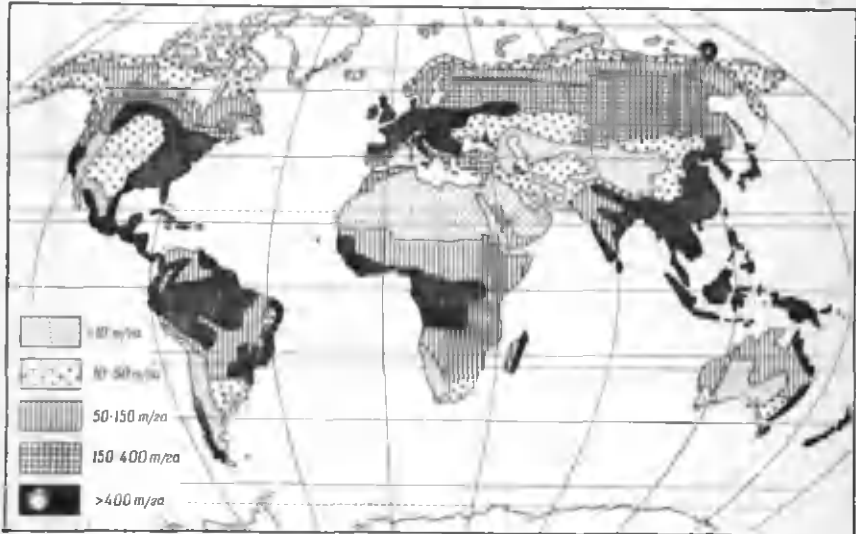


Рис. 80. Распределение фитомассы (надземной и подземной массы растений в тоннах сухого вещества на 1 га) на Земле. Сравните эту карту с картой продуктивности (рис. 78) и с картой влагообеспеченности различных районов мира (рис. 152). (По Базилевич и Родину, 1971.)



Рис. 81. Запас органического сухого вещества в подстилке и в мертвых частях растений на Земле. Сравните также эту карту с рис. 77. (По Базилевич и Родину, 1971).

жится в ископаемых отложениях (торф, уголь, нефть), 32% — в органических остатках в почве и водоемах и около 4% участвует в построении биомассы. Наибольшая часть биомассы приходится на долю наземных растений. Особенно велика доля лесов с их огромными запасами древесины — их углерод составляет более $\frac{3}{4}$ всего углерода наземных растений. Поэтому лесные пояса Земли — это области с наиболее мощными резервами органического углерода (рис. 80). На поверхности почвы и в самой почве наибольшие запасы углерода образуются в тундровой зоне и в северных лесах, где органические остатки разлагаются гораздо медленнее, чем в более теплых областях (рис. 81).

Неорганический углерод

Запасы неорганического углерода откладываются большей частью в осадочных горных породах земной коры. Вода морей и озер содержит 0,14% общего углеродного резерва Земли в форме ионов бикарбоната и карбоната или в виде растворенной CO_2 . Основная масса находится в глубинах океана. Поверхностный слой, в котором живут водные растения, содержит только $\frac{1}{60}$ запаса неорганического углерода гидросферы. В атмосфере находится примерно столько же углерода, сколько в поверхностных

водах океана; между этими водами и воздухом происходит интенсивный обмен CO_2 . Средняя концентрация двуокиси углерода в атмосфере составляет 0,03 об. % (среднее значение за 1975 год — 335 мкл/л). При атмосферном давлении 1 бар этой концентрации соответствует содержание 0,6 мг CO_2 в 1 л воздуха. В промышленных районах концентрация CO_2 может повышаться до 0,05 об. %; это обусловлено сжиганием угля, нефти и природного газа; при сжигании топлива в атмосферу возвращается CO_2 , которая поглощалась из нее миллионы лет назад в процессе фотосинтеза.

КРУГОВОРОТ УГЛЕРОДА

Углерод встречается в формах, обладающих неодинаковой подвижностью: в виде *твердых тел* в организмах, почве и литосфере; в *растворенной форме* в клеточном соке и внеклеточных жидкостях организмов, в почвенной и грунтовой воде и в водоемах; в *газообразной форме* в межклетниках, почвенных порах и атмосфере. Между различными фондами углерода и разными фазами происходят процессы обмена. Углеродные соединения литосферы переходят в раствор, растворенная в воде CO_2 приходит в равновесие с CO_2 воздуха, и углеродный обмен живых организмов приводит к постоянному круговороту углерода на различных уровнях.

1. Круговорот углерода на клеточном уровне

Хлорофиллоносные клетки поглощают из воздуха или воды углекислоту, синтезируют из нее углеводы, которые откладываются в запас, перерабатываются в конструктивном обмене или вновь расщепляются до CO_2 в процессах энергетического обмена. Клеточный круговорот углерода между брутто-фотосинтезом и дыханием протекает быстро, по коротким путям.

2. Круговорот углерода в растении

Круговорот углерода в растительном организме начинается с поглощения CO_2 листьями; отсюда по системе ситовидных трубок углерод поступает в остальные органы, которые расходуют часть получаемых углеводов на дыхание, а остальное накапливают в виде прироста сухого вещества (A_H). Этот круговорот тоже быстро приводит к освобождению значительной части усвоенного углерода в виде CO_2 .

3. Круговорот углерода в пищевых цепях

Накопленное растениями сухое вещество достается (травы и недревесневшие части растений раньше, грубый материал позже) потребителям, которые постепенно расщепляют его до CO_2 . В ле-

сах древесная масса стоит десятки или даже сотни лет; в травянистых сообществах биомасса уже через несколько месяцев или лет превращается в опад. Для биологического круговорота углерода в экосистеме на последних этапах разложения подстилки через гумус часто требуется очень много времени, иногда годы и десятилетия.

4. Биогеохимический круговорот

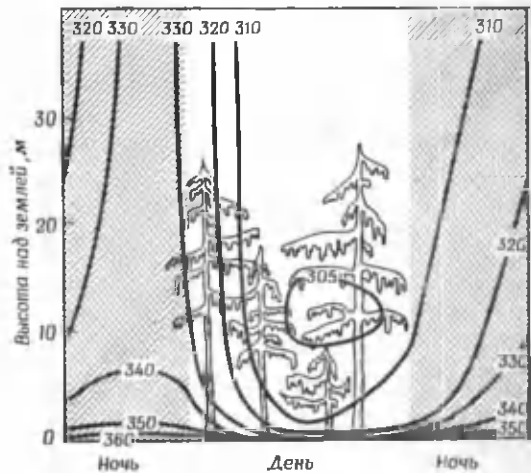
Круговорот углерода на Земле поддерживается прежде всего благодаря биологическим процессам. Растения ежегодно связывают в форме органических веществ около 6—7% CO_2 , содержащейся в атмосфере или растворенной в поверхностных водах океанов и озер. Около $\frac{1}{3}$ ассимилированного вещества расходуется на дыхание самих растений, $\frac{1}{1000}$ выбывает из круговорота углерода в результате отложения (погребение, образование торфа), остальное служит основным источником питания гетеротрофных организмов и поэтому представляет собой исходный пункт энергетического каскада. Дыхание, брожение и гниение высвобождают CO_2 и пополняют ее запас.

Интенсивный обмен углекислотой между атмосферой и литосферой приводит к *суточным* и *сезонным* колебаниям концентрации CO_2 в воздухе. Днем фотосинтетическая деятельность растений понижает содержание CO_2 в воздухе, ночью оно вновь повышается вследствие высвобождения CO_2 при диссимиляционных процессах. В густых растительных сообществах суточные колебания могут достигать 25% от средней величины; их можно заметить вплоть до высоких слоев воздуха. В слое, занятом растительностью, при отсутствии ветра возникает характерное распределение концентрации CO_2 . Ночью CO_2 накапливается между растениями, прежде всего около почвы; в начале дня воздух в зеленой сфере сообщества уже становится беднее углекислотой, около полудня градиент концентрации CO_2 от свободной атмосферы до верхней границы фитоценоза и от почвы (дыхание почвы!) до яруса листьев становится более выраженным (рис. 82). По притоку CO_2 к слою, занятому растительностью, можно вычислить интенсивность фотосинтеза растительного сообщества, занимающего большую площадь (аэродинамический метод анализа газообмена). При этом оказывается, что растения извлекают CO_2 , которую они ассимилируют, главным образом из атмосферы. Доля дыхания почвы в снабжении растений CO_2 составляет в зависимости от густоты и высоты растительного покрова от $\frac{1}{10}$ (леса) до $\frac{1}{5}$ (сельскохозяйственные культуры и низкорослые сообщества). Сезонные колебания концентрации CO_2 менее глубоки, чем суточные; в северном полушарии содержание CO_2 в воздухе в течение вегетационного

периода ниже, чем зимой, на 0,00008%, в южном полушарии — на 0,00002%.

По сравнению с биологическим циклом углерода геохимические превращения ничтожно малы. Сюда относятся выделение CO_2 при вулканических явлениях и образование CO_2 при пожарах и промышленных процессах, которые, вместе взятые, дают меньше 10% количества выделяемой за год CO_2 .

Рис. 82. Суточные изменения вертикального профиля концентрации CO_2 в воздухе в лесу. Днем на уровне крон углекислота расходуется на фотосинтез, и при отсутствии ветра здесь образуется зона, бедная CO_2 (305 ч. на млн), в которую поступает CO_2 из атмосферы и из почвы (дыхание почвы). Ночью устанавливается стабильное расслоение воздуха с повышенной концентрацией CO_2 в припочвенном слое. (По Miller, Rüschi, 1960, из Bolin, 1970.)



5. Крупномасштабная циркуляция

Благодаря циркуляции воздушных масс в атмосфере наземные экосистемы связаны с атмосферным резервуаром CO_2 . Морские течения обеспечивают перемешивание поверхностных вод океанов и выравнивание (правда, очень медленное) различий между поверхностными и глубинными водами. Эти два относительно самостоятельных круговорота в атмосфере и в море связаны через очень интенсивный обмен CO_2 между воздухом и водоемами. Углекислота хорошо растворяется в воде, поэтому Мировой океан становится для всемирного круговорота углерода (рис. 83) буфером CO_2 огромной емкости.

КРУГОВОРОТ КИСЛОРОДА

В процессах фотосинтеза и дыхания обмен углекислоты и обмен кислорода связаны друг с другом. Благодаря выделению кислорода при фотосинтезе в окружающей живые организмы среде поддерживается концентрация кислорода, необходимая для дыхания. Содержащийся в воздухе и в воде кислород в своей массе об-

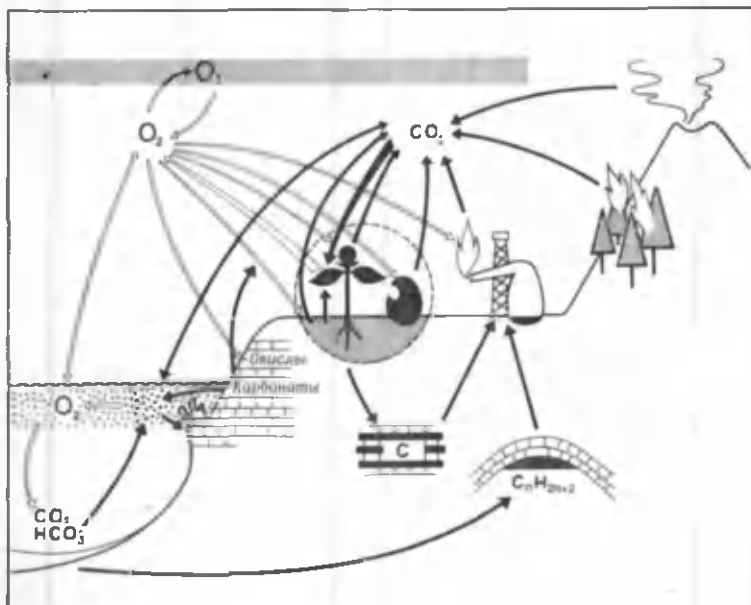


Рис. 83. Схема круговоротов углерода и кислорода на Земле. Через запасы этих элементов, содержащиеся в атмосфере и в Мировом океане, биологические круговороты связаны с геохимическими обменными процессами. В результате сжигания и промышленного использования угля (С), нефти и природного газа (C_nH_{2n+2}) высвобождается углерод, который миллионы лет назад был включен в органические вещества.

разовался, вероятно, благодаря автотрофным организмам и накопился в течение геологического периода времени. Возникновение богатой кислородом среды послужило предпосылкой для эволюции более сложных организмов, которые могут осуществлять свои многообразные физиологические функции только благодаря высокому выходу энергии при аэробной диссимиляции. Наконец, жизнь на суше стала возможной тогда, когда образовался озоновый экран, поглощающий смертоносное коротковолновое УФ-излучение ($\lambda < 280$ нм).

Круговорот кислорода на Земле (рис. 83) идет в направлении, обратном круговороту углерода. Как и последний, он состоит из двух в значительной мере самостоятельных круговоротов в атмосфере и в гидросфере, между которыми тоже происходит обмен.

Атмосфера содержит примерно $1,2 \cdot 10^{15}$ т кислорода. Благодаря фотосинтетической деятельности наземных растений и морского планктона к этому запасу ежегодно прибавляется $70 \cdot 10^9$ т. Леса поставляют ежегодно $55 \cdot 10^9$ т O_2 ; вклад травяных ценозов и воз-

делываемых растений при расчете баланса в большинстве случаев не учитывают, но он также значителен. Однако вклад наземной растительности не дает длительной чистой прибавки к глобальному балансу кислорода, так как на суше высвобождаемый при фотосинтезе кислород расходуется примерно в таком же количестве при разложении органического опада микроорганизмами. Возмещение кислорода, непрерывно отчуждаемого из атмосферы в результате процессов горения, возможно только благодаря активности фитопланктона: в водоемах отмершие организмы опускаются на такую глубину, где разложение их идет в основном анаэробным путем. Кроме того, растворенный в воде бикарбонат (HCO_3^-) может связываться катионами, прежде всего Ca^{2+} и Mg^{2+} , и тогда он выбывает из геохимического круговорота, вследствие чего отношение O_2/CO_2 сдвигается в пользу кислорода. Таким образом, океаны служат главными регуляторами баланса как O_2 , так и CO_2 атмосферы; этому благоприятствует и то, что содержание кислорода в самом верхнем слое воды, активно участвующем в обмене, может иногда быть в 2—3 раза выше, чем в воздухе.

Хотя в глобальном масштабе кислород имеется в избытке, в определенных местах может возникать его дефицит. Потребление O_2 почвенными бактериями, грибами, животными и корнями растений при застое воды и в плотных или теплых почвах (тропики!) иногда настолько велико, а пополнение его путем диффузии идет так медленно, что рост корней приостанавливается или даже происходит их повреждение. В стоячих, плохо перемешиваемых водах концентрация кислорода ниже эвфотической зоны с глубиной все больше и больше падает в результате поглощения O_2 животными, микроорганизмами и восстанавливающими веществами в дестрите (особенно H_2S). В замкнутых морях (Балтийском, Черном) и в озерах с плохой циркуляцией воды дело может дойти до полного исчезновения кислорода на глубине. Опасаются также нехватки кислорода в густонаселенных районах в связи с его повышенным потреблением. Действительно, в некоторых городах при длительном безветрии можно было констатировать временное уменьшение содержания кислорода в воздухе. Однако, несмотря на ухудшение кислородного баланса в индустриальных странах, какого-либо снижения содержания кислорода в атмосфере в целом обнаружить не удается. Древесные насаждения в населенных пунктах улучшают условия жизни, но не следует переоценивать их значение как источника кислорода: хотя можно подсчитать, что в умеренной зоне 1 га леса весной и летом выделяет в среднем 25 кг O_2 в день или что тропическая быстрорастущая плантация дает 60 т O_2 на 1 га в год, нельзя не заметить, что все эти величины исчезающе малы по сравнению с общим количеством кислорода в атмосфере — суммарная годовая продукция лесов составляет всего лишь $\frac{1}{22000}$ имеющегося запаса кислорода.

ГЛАВА 4

АЗОТНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ

Растительная масса формируется не только за счет продуктов фотосинтеза, она содержит наряду с С, О и Н в среднем 2—4% N (в белковых веществах 15—19% азота); среди биоэлементов азот стоит по количеству на четвертом месте (рис. 1). Углеродный обмен тесно связан с азотным. Энергию и молекулярные субстраты, необходимые для включения азота, доставляет углеродный обмен; с другой стороны, синтетическая деятельность растений (а значит, и накопление органического вещества) регулируется азотным питанием. Поэтому между усвоением азота и продуктивностью существует тесная корреляция — это относится как к отдельному растению, так и ко всему растительному покрову Земли (рис. 84). Прирост растительной массы нередко лимитируется количеством азота. При выраженной нехватке азота растения остаются низкорослыми, у них мелкоклеточные ткани и грубые клеточные стенки (склероз, обусловленный недостатком азота, или пейноморфоз).

АЗОТНЫЙ ОБМЕН ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Поглощение азота

Зеленые растения используют неорганический связанный азот, они не только С-автотрофны, но и N-автотрофны. Азот как минеральное питательное вещество поглощается из почвы в виде нитратного или аммонийного иона (подробнее о поглощении ионов см. стр. 167). Важнейшим источником азота служит ион NO_3^- , который содержится в корнеобитаемой части почвы в большем количестве, чем NH_4^+ . Как всякое поглощение ионов, перенос азота — это процесс, требующий энергии (и, следовательно, зависящий от дыхания), поэтому на холодных и плохо проветриваемых почвах растения часто страдают от недостатка азота.

Ассимиляция азота

Поглощенный азот включается в виде аминокрупп в соединения углерода, и в результате образуются аминокислоты (рис. 85).

Первый этап состоит в восстановлении нитрата до нитрита. Это процесс, катализируемый цепью ферментов и кофакторов, среди которых главную роль играет нитратредуктаза. Затем нитрит вос-

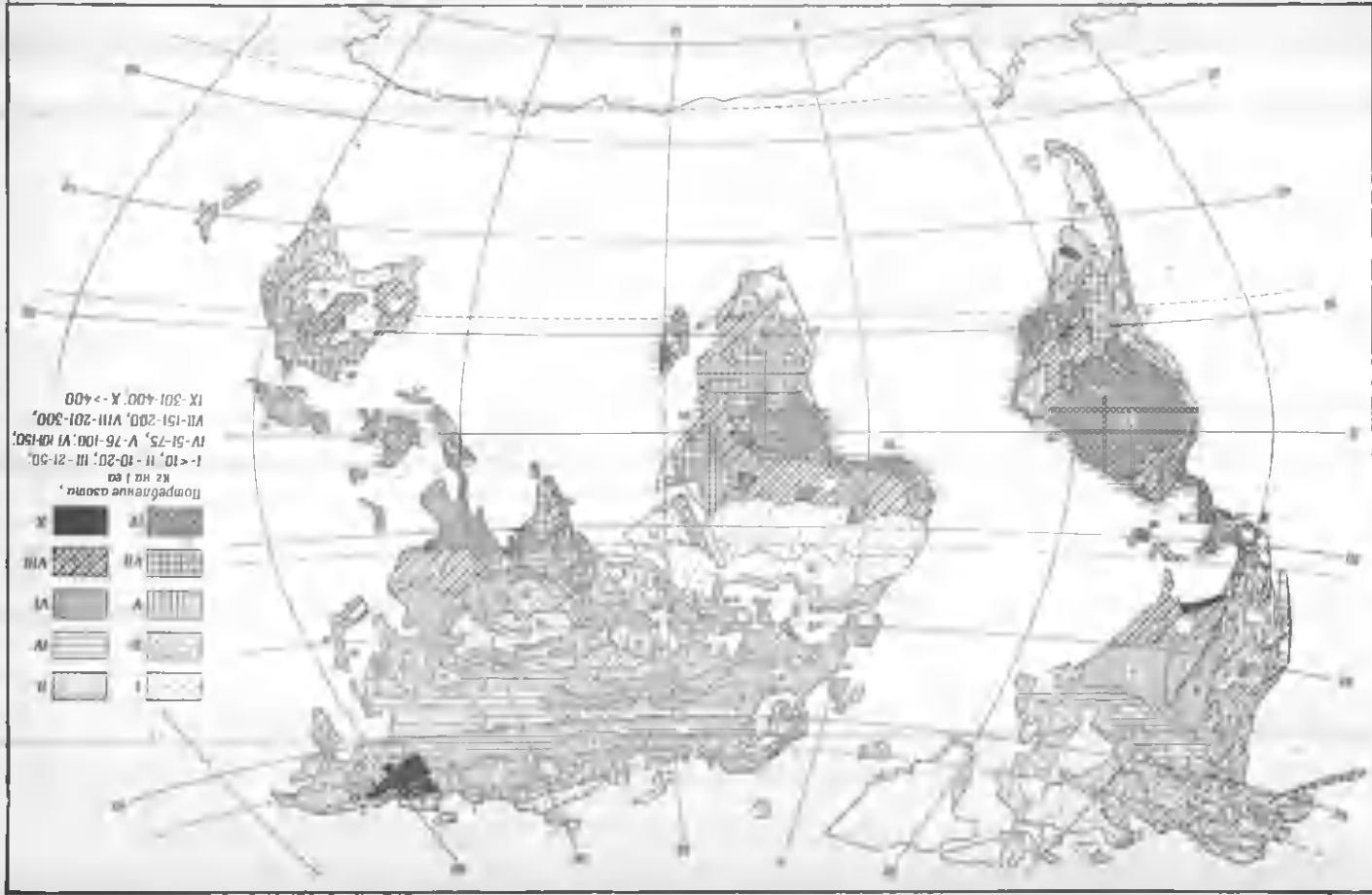
становивается при участии нитритредуктазы до NH_4 . Энергию и восстановительную силу для ассимиляционного восстановления нитрита доставляет дыхание (в форме $\text{НАД} \cdot \text{H}_2$), а в клетках, содержащих хлоропласты, также световая реакция фотосинтеза (в форме $\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2$).

Процесс собственно ассимиляции — это восстановительное аминирование α -кетокислот. У высших растений вначале происходит аминирование α -кетоглутаровой кислоты — промежуточного продукта в цикле Кребса. Получается глутаминовая кислота, которая может переносить свою NH_2 -группу на другие α -кетокислоты (трансаминирование), образующиеся при гликолизе и в цикле Кребса. Из этих первичных аминокислот синтезируются остальные аминокислоты, углеродный скелет которых образуется из промежуточных продуктов углеводного обмена, в том числе из промежуточных продуктов цикла Кальвина и окислительного пентозофосфатного цикла. Аминокислоты используются для построения белков, а также служат исходными веществами для синтеза компонентов нуклеиновых кислот и множества других азотистых соединений.

Синтез белка зависит от температуры, и растения способны в этом отношении к температурной адаптации (рис. 86). Все метаболические процессы, которые участвуют в синтезе белка или предшествуют ему (активное поглощение азота и его транспорт, синтез аминокислот, транскрипция и трансляция), сами зависят от температуры и характеризуются различными температурными коэффициентами, а между тем скорости их должны быть согласованы друг с другом. Поэтому температурный оптимум для всего процесса в целом, как правило, очень узок. Однако синтез белка отличается гибкой и быстрой приспособляемостью — существенная предпосылка для всех молекулярных, функциональных и морфологических температурных адаптаций растения.

Выделение азота

Как мы видели, первичный неорганический источник углерода (CO_2) зеленое растение берет из воздуха, а конечный продукт углеродного обмена — тоже CO_2 — возвращается опять в атмосферу. С азотом дело обстоит иначе. Неорганические азотистые вещества высшее растение поглощает из окружающей среды, но оно крайне редко и лишь в очень малых количествах разлагает свои азотсодержащие ассимилянты до неорганической формы (NH_3). Азот выделяется в основном в органической форме: корни выделяют аминокислоты и другие органические азотистые соединения, большие количества азота теряются при сбрасывании листьев и плодов; листва содержит азот в протоплазме и, кроме того, в виде нитрата в клеточном соке, а семена накапливают также резервный белок.



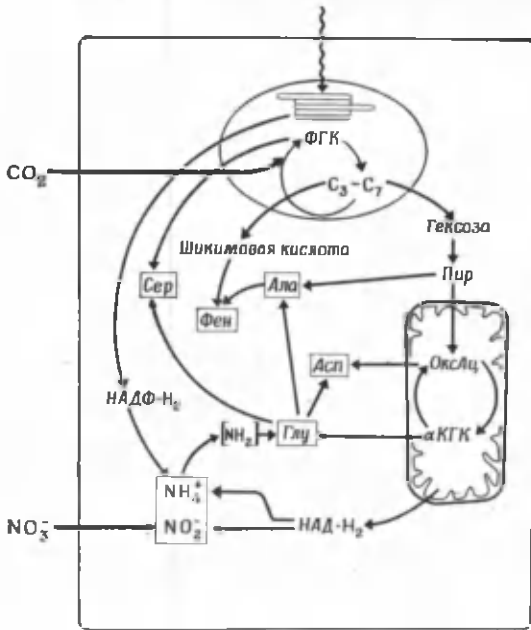


Рис. 85. Ассимиляция азота и ее связь с энергетическим метаболизмом клетки (упрощенная схема). Восстановители для перевода нитрата в аминогруппу образуются в результате дыхания ($\text{NAD}\cdot\text{H}_2$) или световой реакции фотосинтеза ($\text{NAD}\cdot\text{H}_2$; фотовосстановление нитратов). Различные аминокислоты синтезируются путем аминирования промежуточных и вторичных продуктов цикла Кребса и темновых реакций фотосинтеза. ФГК — 3-фосфоглицериновая кислота; Пир — пируват; ОксАц — оксалоацетат; α -КГК — α -кетоглутаровая кислота; Глу — глутаминовая кислота и родственные аминокислоты; Асп — аспарагиновая кислота и родственные аминокислоты; Ала — аланин и родственные аминокислоты; Фен — фенилаланин и родственные аминокислоты; Сер — серин и родственные аминокислоты; шикимовая кислота образуется из эритрозо-4-фосфата (четыреуглеродного промежуточного продукта цикла Кальвина).

Обратное превращение органических азотистых соединений в неорганическую исходную форму осуществляют N-гетеротрофные организмы (животные, многие грибы и бактерии). Только они завершают азотистый цикл высшего растения, который, таким образом, находится в зависимости от азотного обмена микроорганизмов.

Рис. 84. Годовое включение азота в органическое вещество наземными растениями. Тесная корреляция между поглощением азота и продуктивностью становится очевидной при сопоставлении этого рисунка с картой продуктивности (рис. 78А). (По Базилевич и Родину, 1971.)

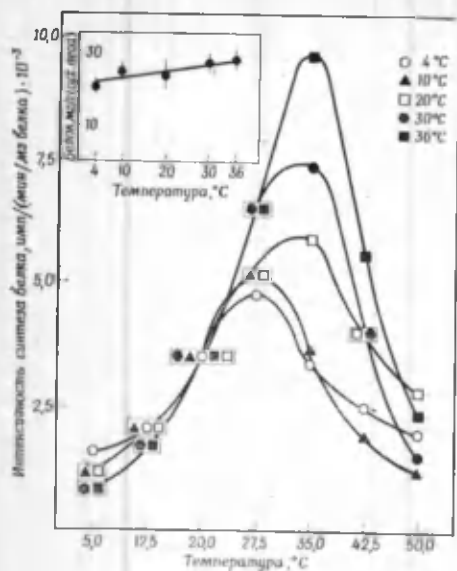


Рис. 86. Температурные кривые синтеза белка в растениях пшеницы, выращенных при разных температурах. Благодаря приспособлению к теплу (температуры выращивания выше 20°C) оптимум для синтеза белка сдвигается в сторону более высоких температур и содержание белка в побегах (кривая вверх слева) увеличивается. (Weidner, Ziemens, 1975.)

АЗОТНЫЙ ОБМЕН МИКРООРГАНИЗМОВ

Поглощение и усвоение азота

Многочисленные бактерии и грибы подобно зеленым растениям способны поглощать и ассимилировать неорганические соединения азота. Правда, чаще всего они предпочитают ионам NO_3^- ионы NH_4^+ . Есть микроорганизмы, которые могут усваивать даже инертный азот воздуха. Эти фиксаторы N_2 достигают наиболее важной в экологическом отношении ступени N-автотрофии. При этом речь идет всегда о прокариотах, а именно о сине-зеленых водорослях и бактериях, которые частично живут свободно в почве, а частично находятся в симбиозе.

Свободноживущие азотфиксирующие микроорганизмы

Способность свободноживущих почвенных бактерий (*Clostridium pasteurianum* и *Azotobacter chroococcum*) связывать азот воздуха была впервые продемонстрирована С. Н. Виноградским. Однако молекулярный азот усваивают и многие другие виды бактерий, прежде всего фотоавтотрофные бактерии и некоторые окисляющие H_2 бактерии в водоемах; к этому способны также многие сине-зеленые водоросли — представители родов, образующих гетероцисты, например *Nostoc*, *Anabaena*, *Calothrix* и *Mastigocladus*. Эти сине-зеленые водоросли полностью независимы в отношении орга-

ногенных элементов — они автотрофны как по углероду, так и по азоту. Азотфиксирующие сине-зеленые водоросли встречаются в обычных водоемах, в почвах, на листьях и хвое деревьев, в горячих источниках и в других экстремальных местообитаниях, а также играют роль пионеров при заселении ранее безжизненных мест.

Связывание азота воздуха начинается с восстановительного расщепления молекулы N_2 . Эта сильно эндергоническая реакция (табл. 17) катализируется нитрогеназной системой.

Таблица 17. Реакции превращения азота, осуществляемые микроорганизмами (Delwiche, 1970)

Реакция	Энергия ¹⁾	
	ккал	кДж
1. Фиксация азота воздуха		
$N_2 \rightarrow 2N$	+160	+700
$2N + 3H_2 \rightarrow 2NH_3$	-12,8	-54
2. Денитрификация		
$C_6H_{12}O_6 + 6KNO_3 \rightarrow 6CO_2 + 3H_2O + 6KOH + 3N_2O$	-545	-2282
$5C_6H_{12}O_6 + 24KNO_3 \rightarrow 30CO_2 + 18H_2O + 24KOH + 12N_2$	-570	-2386
3. Аммонификация		
$2CH_2NH_2COOH + 3O_2 \rightarrow 4CO_2 + 2H_2O + 2NH_3$	-176	-737
4. Нитрификация		
$2NH_3 + 3O_2 \rightarrow 2HNO_2 + 2H_2O$	-66	-275
$2KNO_2 + O_2 \rightarrow 2KNO_3$	-17,5	-73

¹⁾ Количество энергии, поглощаемое или выделяемое на 1 моль субстрата.

Нитрогеназная система — это комплекс из двух белков, один из которых содержит железо, а другой — железо и молибден. Энергию и восстанавливающие электроны доставляет дыхание. Поэтому организм потребляет большое количество легко доступного органического субстрата. В лабораторных условиях азотобактеру для фиксации 1 г азота воздуха требуется 50 г глюкозы, а *Clostridium* расходует даже 170 г. Таким образом, следует учитывать то, что в естественных условиях фиксацию N_2 свободноживущими микроорганизмами лимитирует прежде всего недостаток подходящего питательного субстрата. В почвах с грубым гумусом, т. е. с трудно разлагаемым органическим веществом, азотфиксирующие бактерии развиваются плохо. В холодных областях (Арктика) интенсивность фиксации N_2 также незначительна — от 0,1 до 1,5 кг N_2 на 1 га в год. При низкой температуре (несколько градусов выше нуля) нитрогеназа сине-зеленых водорослей теряет активность; оптимум лежит в области 20—25 °С; в отличие от фо-

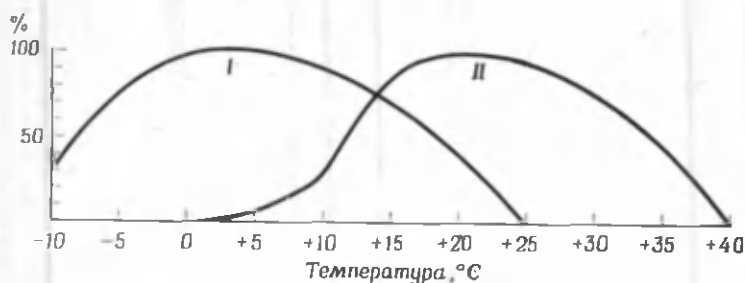


Рис. 87. Схематический график влияния температуры на нетто-фотосинтез (I) и активность нитрогеназы (II) у азотфиксирующего лишайника *Sterocaulon paschale*. (Kallio, 1975.)

тосинтеза, дыхания и синтеза белка связывание азота не обнаруживает адаптации к низким температурам местообитания (рис. 87). Поэтому азотфиксаторы наиболее активны в теплых, постоянно влажных местах: сине-зеленые водоросли на рисовых полях в состоянии усваивать 50 кг и более, а на рифах у австралийского побережья — до 30 кг азота на 1 га в год.

Симбиотические азотфиксаторы

Симбиотические фиксаторы N_2 разрешают для себя проблему углеводного питания, поселяясь в клетках автотрофных растений. Благодаря этому они связывают гораздо больше азота, который достается также растению-хозяину.

У гороха одна треть образующихся в надземных органах углеводов переходит в корни и корневые клубеньки; из этого количества 37% расходуется на дыхание, 19% — на рост клубеньков, остальные 44% вместе с фиксированным азотом возвращаются в надземные органы в форме аминокислот. Объем фиксации N_2 симбионтами очень сильно зависит от поступления ассимилятов — при малой фотосинтетической продуктивности растения-хозяина уменьшается и связывание азота бактериями; путем стимуляции фотосинтеза (например, с помощью повышенных концентраций CO_2) можно повысить выход связанного азота в три раза. Растение-хозяин и симбионт образуют экологическое единство, столь же независимое в отношении углеродного и азотного питания, необходимого для построения протоплазмы, как и сине-зеленые водоросли.

Симбиотические азотфиксаторы могут усваивать азот воздуха значительно эффективнее, чем свободноживущие микроорганизмы: в среднем, как считают, 200 кг N на 1 га за вегетационный сезон, в оптимальных условиях — в два раза больше этого количества. Важнейшими симбиотическими азотфиксаторами являются бак-

терии рода *Rhizobium*, которые сожительствуют с бобовыми в корневых клубеньках. В роде *Rhizobium* имеется несколько видов со многими специализированными расами, приспособленными к определенным видам бобовых. В слабо выраженном (ассоциативном) симбиозе находятся иногда такие свободноживущие бактерии, как азотобактер, которые поселяются в сплетении корней различных растений, особенно С₄-злаков, и в микоризе деревьев.

Еще одна группа азотфиксирующих симбионтов — это актиномицеты, прежде всего из рода *Frankia*, которые образуют клубеньки на корнях *Alnus*, *Myrica*, *Hippophae*, *Elaeagnus*, *Casuarina*, *Ceanothus* и некоторых других древеснистых растений. Все эти кустарники и деревья растут на бедных азотом почвах. Сине-зеленые водоросли (например, *Nostoc* и *Anabaena*) вступают в симбиоз с мхами, лишайниками, папоротниками и высшими растениями.

Симбиоз с бобовыми. Бактерии рода *Rhizobium* — облигатные аэробы и живут как сапротрофы в почве тех областей, где распространены растения-хозяева. Вне области их распространения интродуцированные виды бобовых (например, соя, акации и мимозы в Европе) остаются без клубеньков, если почва предварительно не была заражена симбионтами. Инфицируются молодые растения, при этом бактерии проникают из почвы в корневые волоски и в виде инфекционной трубки добираются до коровой паренхимы. Там они выделяют ростовое вещество и таким образом стимулируют деление клеток растения-хозяина, что и ведет к образованию корневых клубеньков. Одновременно размножаются и сами бактерии, которые на этой стадии инфекции получают питание только от растения-хозяина. Позднее бактерии, которые были вначале палочковидными, превращаются в более крупные бактероиды, принимающие иногда разветвленную форму. Изменяются и клетки хозяина: они синтезируют фермент леггемоглобин (леггемоглобин) и окрашиваются в красный цвет. Теперь уже начинается фиксация азота, которую, так же как и у свободноживущих бактерий, катализирует нитрогеназная система. В период самого быстрого роста надземных побегов большая часть фиксированного бактериями азота тотчас же передается растению-хозяину. После отцветания хозяина клубеньки стареют, леггемоглобин распадается и содержание азота в клубеньках падает. В конце концов бактероиды превращаются в бактерии, способные к инфекции. Бактерии, оставшиеся в разрушающихся клубеньках, подвергаются лизису.

Разложение органических азотистых веществ микроорганизмами и мобилизация азота

В отмерших органах (опале) первичных и вторичных продуцентов органические азотистые соединения находятся преимущественно в высокомолекулярной форме, прежде всего в виде белка. Гри-

бы и бактерии с помощью своих внеклеточных протеолитических ферментов расщепляют этот белок до пептидов и аминокислот, которые затем, так же как и другие низкомолекулярные азотистые соединения (например, мочевина), поглощаются клетками этих организмов и там окончательно расщепляются или же непосредственно используются для новых синтезов. Редуценты используют главным образом углеродный скелет, а азот в результате окислительного дезаминирования освобождается в виде аммиака. Азот ароматических соединений менее доступен для переработки, в конце концов он оказывается в гуминовых веществах, которые содержат в среднем 1—9% N. Мобилизация азота в почве зависит от доступности его для микробов и от состава имеющейся подстилки (особенно от содержания в ней N). Удобным показателем может служить отношение C:N, которое тем больше, чем беднее азотом органическое вещество (табл. 18). Вещества с очень высоким отношением C:N плохо используются микроорганизмами, если нет дополнительных источников азота. С другой стороны, при расщеплении субстратов, богатых азотом (т. е. с очень низким отношением C:N), теряется больше NH_3 . Для микробного расщепления наиболее благоприятны величины C:N от 10:1 до 20:1.

Таблица 18. Отношение C:N (вычислено из данных о химическом составе)

<i>Автотрофные растения</i>	
Наземные растения (среднее)	50:1—30:1
Бобовые	25:1
Планктонные водоросли	5:1—15:1
<i>Гетеротрофные организмы</i>	
Бактерии	4:1
Животные	6:1—4:1
<i>Высокомолекулярные органические вещества</i>	
Растительные остатки ¹⁾	
Солома	100:1—80:1
Листовая подстилка	50:1—30:1
Гумус ¹⁾	40:1—10:1
Белковые вещества	3:1

¹⁾ Scheffer, 1958.

ОБМЕН АЗОТА В ЭКОСИСТЕМЕ

Пока в дело не вмешивается человек, скорость обращения азота в экосистеме зависит от деятельности микроорганизмов, разлагающих органические вещества. Природные экосистемы получают извне лишь небольшие количества азота — из воздуха или вывет-

риваемых пород; потери в результате вымывания растворимых и выделения газообразных форм азота невелики, пока растительный покров остается сомкнутым и почва ненарушенной. Азот, который автотрофные растения извлекают из почвы в виде NO_3^- или NH_4^+ , фиксируется сначала в фитомассе, а затем возвращается обратно в почву. Там азотсодержащее органическое вещество накапливается до тех пор, пока оно не будет снова минерализовано аммонификаторами и другими редуцентами. До этого времени азот достаточно хорошо защищен от вымывания.

Минерализация азота

Минерализация азота протекает медленно и в несколько этапов. Строго говоря, минерализация, т. е. переход из органической формы в неорганическую, происходит уже при аммонификации (см. табл. 17). Но образующийся при микробной диссимилиации аммиак, как правило, подвергается дальнейшим превращениям. Многие микроорганизмы способны использовать для получения энергии различные по валентности и степени окисленности формы азота от N^{3-} до N^{5-} : *нитрификаторы* (хемоавтотрофные бактерии) окисляют NH_3 и NH_4^+ через нитрит до нитрата, *денитрификаторы* выделяют в качестве конечных продуктов молекулярный азот и окислы азота. Аммонификаторы, нитрификаторы и денитрификаторы выполняют в природном превращении азота важную задачу регулирования его круговорота. Благодаря их деятельности снова используются в круговороте те продукты, которые служат питательными веществами для первичных и вторичных продуцентов: NO_3^- , NH_4^+ и N_2 .

Образование нитратов

Нитрификаторы окисляют NH_3 и NH_4^+ и противодействуют таким образом их накоплению. *Nitrosomonas* окисляет NH_4^+ в нитрит, а *Nitrobacter* продолжает окисление до нитрата. На каждой стадии окисления выделяется энергия (см. табл. 17), которую нитрифицирующие бактерии используют для синтеза органического вещества. Нитритные и нитратные бактерии в почве всегда образуют сообщество, так как *Nitrobacter* тотчас же перехватывает конечный продукт от *Nitrosomonas*. Благодаря этому NO_2^- , как правило, не накапливается. Такое тесное сцепление партнеров в единой сомкнутой пищевой цепи можно назвать *парабиозом*.

Нитрификаторы чувствительны к недостатку кислорода. Высокое отношение C : N в субстрате и pH ниже 4,5 также сильно угнетают их рост. Поэтому на плохо проветриваемых и кислых почвах нитрификация подавлена, так что часто накапливается NH_4^+ (рис. 88), как, например, в кустарничковой тундре, в субарктиче-

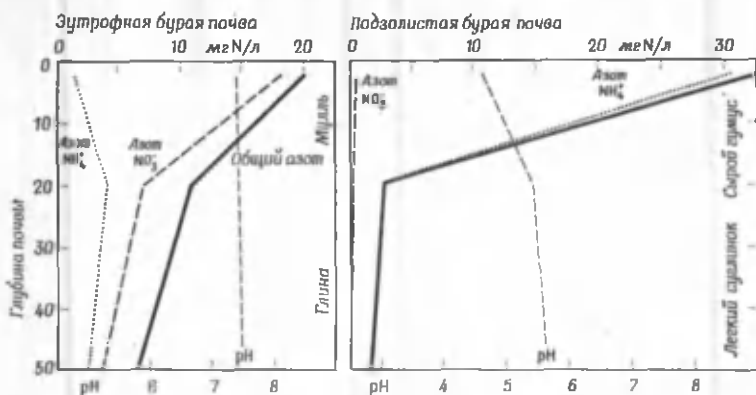


Рис. 88. Накопление минеральных соединений азота и изменение pH в лесных почвах в августе (профиль по глубине). В кислом грубом гумусе под *Lusulo-Fagetum* аккумулируется почва исключительно NH_4^+ , в нейтральном мулловом гумусе под *Aceri-Fraxinetum* — преимущественно NO_3^- . (Ellenberg, 1964.)

ских и субальпийских лесах, в приатлантических верещатниках, в болотах и торфяниках. Но из этого правила есть исключения: многие тропические лесные почвы содержат больше NO_3^- , чем NH_4^+ , хотя они бедны кислородом и имеют выраженную кислую реакцию (pH 4).

Интенсивность минерализации азота

Запас NH_4^+ и NO_3^- в почве зависит от быстроты минерализации и от потребления и других потерь минерального азота. Под интенсивностью минерализации следует понимать скорость пополнения запасов минерального азота. В то же время высшие растения, а также микроорганизмы берут из почвы для своего белкового обмена неорганические азотистые вещества. Кроме того, улетучиваются NH_3 и N_2 (при денитрификации). Поэтому действительную интенсивность минерализации определить нелегко, так же как и измерить нетто-минерализацию, т. е. избыток минерального азота, который остается после удовлетворения собственной потребности микроорганизмов. Интенсивность нетто-минерализации служит показателем того, с какой скоростью может идти обратный приток азота в биологическом круговороте экосистемы. Кроме того, она характеризует обеспеченность высших растений азотом.

Интенсивность нетто-минерализации изменяется в зависимости от температуры, влажности и pH почвы, а также от вида и количества питательного субстрата (см. зависимость по горизонтам в почвенном профиле, рис. 88). На лугах с преобладанием зонтичных она очень высока, а в грубом гумусе под кустарничковыми пусто-

Таблица 19. Интенсивность нетто-минерализации азота в верхних слоях почвы и высвобождение минерального азота из листовой подстилки в течение вегетационного периода (по определениям разных авторов, см. Родин и Базилевич, 1967; Rehder, 1970; Ellenberg, 1971)

Растительный покров	Интенсивность нетто-минерализации, кг N на 1 га	Высвобождение минерального азота (потенциальное), кг N на 1 га
Тропики		
Дождевые леса	125—214	260
Листопадные леса	140—190	296
Галерейные леса	72	
Саванны	3—30	
Посевы и посадки	70—100	
Умеренная зона		
Летнезеленые лиственные леса	100—200(300)	
Вечнозеленые хвойные леса	30—80 (125)	50—180
Луга с преобладанием зонтичных	300—700	
Сенокосные луга	135—260	130—230
Сухие степи и остепненные луга	10—30	20—65
Растительность засоленных почв		9—14
Осоковые болота, сырые луга	5—30	
Холодные зоны		
Горные леса и тайга	30	15—25(80)
Альпийские кустарничковые пустоши	10—20	
Альпийские пустошные луга	5—50	
Тундра		20—50
Торфяные болота	0,5—5	

шами особенно низка. Леса занимают среднее место, причем в хвойных лесах нетто-минерализация идет примерно вдвое медленнее, чем в лиственных (табл. 19).

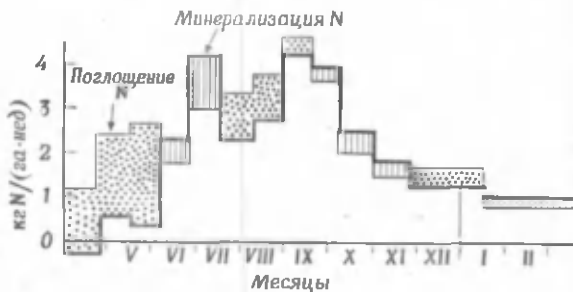


Рис. 89. Сезонные сдвиги в азотном балансе почвы букового леса. Весной, в конце лета и зимой поглощение азота растениями превышает минерализацию азота, а в начале лета и поздней осенью преобладает минерализация (Runge, Ellenberg, 1971.)

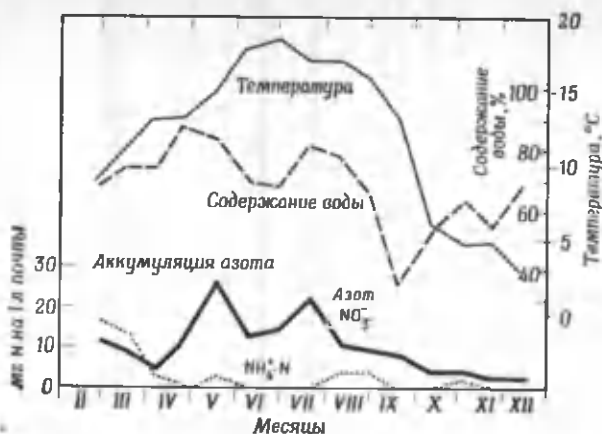


Рис. 90. Годовой ход аккумуляции азота в верхних горизонтах бурозема, богатого основаниями, под *Aceri-Fraxinetum* и изменения температуры и влажности почвы. Количество азота в теплое время года зависит прежде всего от промачивания почвы; в холодное время года (при температурах ниже 5 °C) минерализацию азота ограничивает недостаток тепла, поэтому содержание воды в почве вряд ли оказывает какое-либо действие. (Ellenberg, 1964.)

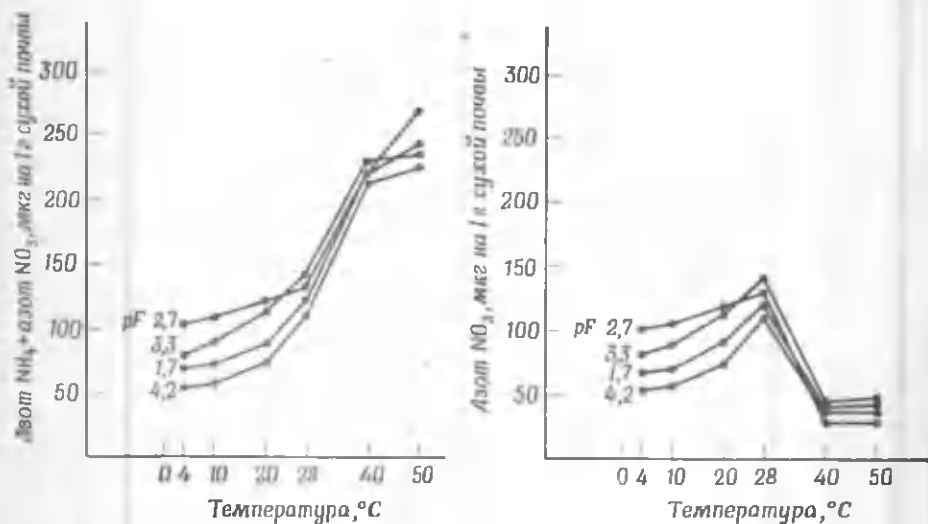


Рис. 91. Влияние температуры и влажности почвы на интенсивность нетто-минерализации в лесной почве (рендзине). Слева — аммонификация, справа — нитрификация. (Billes, Lossaint, Cortez, 1971.)

В почвах с очень высоким отношением С : N интенсивность нетто-минерализации невысока, так как микроорганизмы здесь сами страдают от недостатка азота и им приходится использовать неорганические азотные соединения. Интенсивность нетто-минерализации сильно изменяется также во времени. На протяжении года она повышается и падает в связи с изменениями влажности и температуры. Весной при низких температурах пополнение запасов минерального азота отстает от поглощения его растительностью, так что баланс азота в почве на некоторое время становится отрицательным (рис. 89). Колебания могут быть обусловлены также повышенным потреблением азота микроорганизмами. Например, весной и летом при условиях, особенно благоприятных для размножения микроорганизмов, наблюдается снижение нетто-минерализации; напротив, осенью, а также вскоре после таяния снега минерализация может идти быстро (рис. 90). Аммонификация возрастает с повышением температуры вплоть до 60 и 70 °C, для нитрификации же существует оптимум между 25 и 35 °C (рис. 91). Однако холода и даже мороз не подавляют минерализацию азота полностью; очевидно, микрофлора может хорошо приспосабливаться к низким температурам.

Роль микоризы в азотном питании высших растений

В почвах с недостаточной минерализацией, где условия для бактерий неблагоприятны, листостебельные растения осваивают труднодоступные источники азота с помощью высокой биохимической активности грибов, с которыми они находятся в симбиозе. На корнях почти всех видов растений имеются грибы-симбионты. Существуют две формы микоризы — эктомикориза и эндомикориза, а также переходные формы. В случае *эндомикоризы* мицелий гриба проникает внутрь паренхимных клеток корня и выделяет там ростовые и другие физиологически активные вещества. Для азотного питания растений, особенно древесных, большое значение имеет *эктомикориза*. В эктомикоризе густая сеть мицелия оплетает молодые неопробковевшие кончики корней, на которых после этого образуются булавовидные вздутия. Гифы проникают также в наружные клетки и в межклетники коры корня и берут на себя функцию отсутствующих корневых волосков. Росту грибов благоприятствует обильное поступление углеводов от растения-хозяина.

Расходящиеся в почве во все стороны гифы микоризного гриба увеличивают всасывающую поверхность по сравнению с корнями без грибов в 100—1000 раз. Через обширную сеть мицелия в почве гриб добывает питательные вещества и воду и проводит их дальше в ткани растения-хозяина; лесные деревья могут получать большую часть необходимого азота (и фосфора) через корни, образующие микоризу. У молодых растений кедра с хорошо развитой

микоризой хвоя содержала на 86% больше N (и, кроме того, на 234% больше P и на 75% больше K), чем у безмикоризных растений. Улучшенное питание эктомикотрофных растений способствует их более быстрому приросту и заселению ими таких неблагоприятных мест, как высокогорья и бедные питательными веществами отвалы промышленного мусора и пустой горной породы.

Роль растений и микроорганизмов в круговороте азота на Земле

Запасы азота на Земле

Основной запас азота находится в атмосфере, которая на 78 об. % состоит из молекулярного азота. Земная кора (а также подпочва) содержит всего только 0,03% азота, а в морской воде его концентрация составляет лишь несколько частей на 1 млн.



Рис. 92. Запас азота в листе, древесине, подстилке и гумусе дождевого тропического леса, вечнозеленого леса умеренно-теплой зоны, субальпийского елового леса и субальпийской кустарничковой пустоши. Площади кругов соответствуют количеству азота на 1 га. Сравнение с запасами азота, связанного в органических веществах (см. рис. 77), показывает, что большая часть азота закреплена в гумусе. В противоположность этому биомасса накапливает лишь незначительные количества азота (Yoda, Kira, 1969; Larcher, 1977.)

Напротив, в верхнем слое почвы азота значительно больше (0,1—0,4% сухого вещества; см. табл. 23). Почвенный азот содержится преимущественно в гумусе, 98% азота почвы связано в органических веществах и только 2% находится в минеральной форме. Азот, участвующий в обменных процессах с биосферой, распределен на Земле следующим образом: 99,4% его содержится в атмосфере ($3,8 \cdot 10^{18}$ т), 0,5% в гидросфере, 0,05% в почве и 0,0005% в биомассе.

В отличие от углерода почти весь азот наземных экосистем находится в почве, а не в биомассе (рис. 92).

Круговорот азота

Несмотря на огромный запас азота в атмосфере, круговорот азота происходит главным образом между *организмами и почвой* (рис. 93 и 94). Так же как и в круговоротах других органических элементов (С, Р, S), в круговороте азота доминирующую роль играют микроорганизмы: в этом отношении они стоят впереди высших растений. Азотфиксаторы — единственные организмы, которые могут использовать колоссальные запасы атмосферного азота. Они превращают молекулярный азот в усвояемую растениями

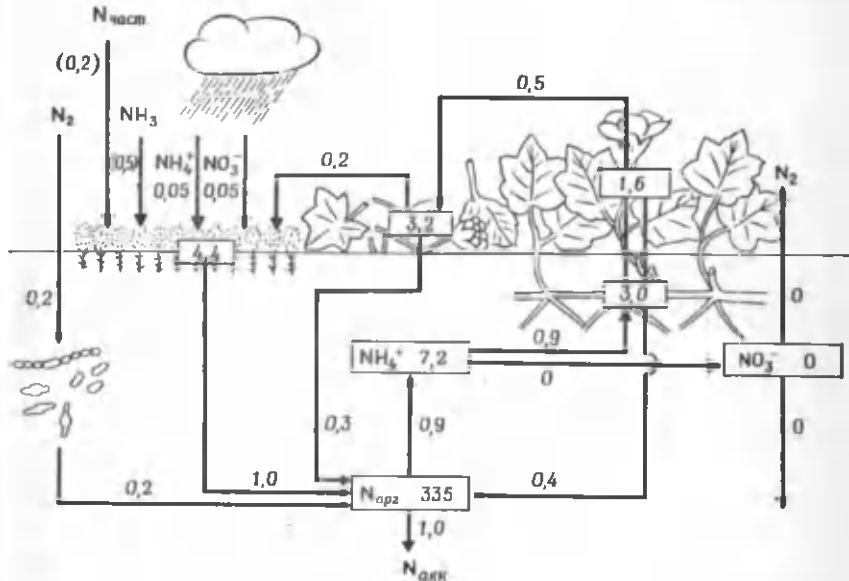


Рис. 93. Круговорот азота в субарктическом тундровом болоте. Запасы азота (N) приведены в g/m^2 , транспорт в $g/(m^2 \cdot \text{год})$. Для цветковых растений и лишайников [запас азота в надземной фитомассе 1,6 g/m^2 , в подземной фитомассе 3,0 g/m^2 , в подстилке 3,2 g/m^2] и для мхов [запас азота 4,4 g/m^2] азотный обмен показан раздельно. $N_{\text{осп}}$ — поступление азота в экосистему путем заноса твердых частиц, $N_{\text{орг}}$ — азот в органической массе в почве, $N_{\text{акк}}$ — аккумуляция азота. Поступление азота в тундровое болото с осадками хотя и невелико, но для экосистемы существенно (причем половину здесь составляет аммонийный азот и половину — нитратный). Приблизительно вдвое больше, чем осадки, дает фиксация атмосферного азота. Для роста растений ежегодно расходуется около 2 g/m^2 . Высвобождение азота из подстилки составляет 0,2 $g/(m^2 \cdot \text{год})$, и это количество, вероятно, полностью потребляется моховым покровом. Цветковые растения получают азот благодаря минерализации торфа, которая, однако, протекает очень медленно [0,5 $gN/(m^2 \cdot \text{год})$ в слое почвы глубиной до 10 см]. Кроме того, азот высвобождается при минерализации гумуса в более глубоких слоях. В тундровом болоте образуется только аммонийный азот, но не нитратный, так как здесь нет нитрифицирующих бактерий. Продуктивность растительного покрова лимитируется недостатком азота. (Rosswall et al., 1975.)

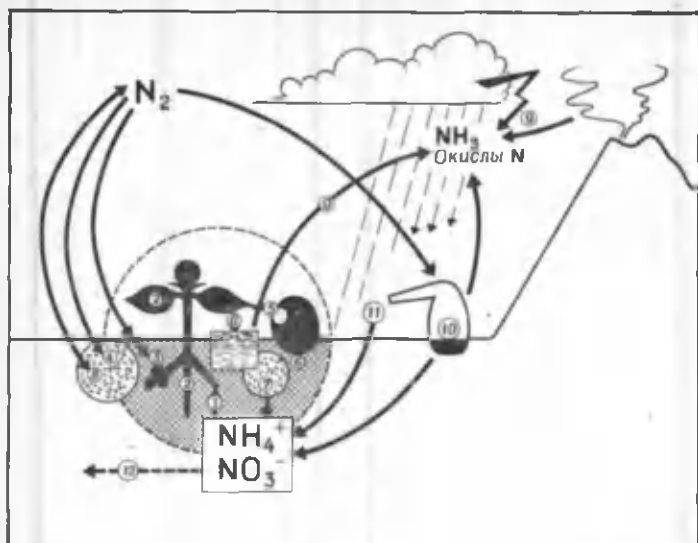


Рис. 94. Схема круговорота азота. 1 — поглощение NO_3^- и NH_4^+ микроорганизмами и высшими растениями; 2 — ассимиляция азота и синтез белка; 3 — связывание атмосферного азота клубеньковыми бактериями; 4 — связывание атмосферного азота свободноживущими азотфиксирующими бактериями и сине-зелеными водорослями; 5 — снабжение азотом других членов экосистемы через цепи питания; 6 — выделение азотистых соединений (аминокислот, мочевины) и опад органического вещества; 7 — минерализация азота (аммонификация, образование нитритов и нитратов); 8 — денитрификация (высвобождение N_2); 9 — потеря NH_3 экосистемой, поступление в атмосферу азотистых соединений в результате фотоокисления, грозовых разрядов и вулканической деятельности; 10 — связывание азота и высвобождение азотистых соединений промышленностью (азотные удобрения, газообразные отходы); 11 — поступление азотистых соединений в экосистему из атмосферы с осадками; 12 — потеря азота экосистемой вследствие вымывания.

форму в большем количестве, чем это обеспечивается азотной промышленностью. По оценкам 1970 г. на долю микроорганизмов приходится около 59%, а на долю промышленной переработки — около 33% всего атмосферного азота, фиксируемого ежегодно на Земле. Благодаря созданию азотсодержащего органического вещества зелеными растениями и вторичными продуцентами пищевые цепи и микробное разложение органических остатков образуют замкнутый цикл, а через фиксаторов N_2 и денитрификаторов экосистема связана с атмосферой.

Геохимический обмен азотистых соединений в естественных экосистемах незначителен. Вместе с атмосферными осадками в почву вносятся аммиак, нитраты и окислы азота, которые попадают в атмосферу (или образуются в ней) благодаря грозовым разрядам, фотоокислению, эрозии, образованию аэрозолей, вулканизму и

прежде всего с индустриальными дымами, выхлопными газами и т. п. В промышленных районах такого рода поступления могут за год составить до 50 кг N на 1 га; однако и в других местах они достигают 10—20 кг N на 1 га; это соответствует пополнению минерального азота при микробном разложении гумуса в бедных почвах (см. данные о нетто-минерализации в табл. 19). Больше всего азота поступает в наземные и водные экосистемы с удобрениями: на обрабатываемых площадях таким путем вносится в почву в среднем 100 кг N на 1 га в год. Потеря азота вследствие вымывания под густой растительностью и из почв с достаточным содержанием гумуса очень мала, так как реминерализованный азот тотчас же снова потребляется почвенными организмами и высшими растениями. Однако из пахотных почв азот вымывается и поступает в водоемы.

ОБМЕН МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Растения нуждаются во многих биоэлементах, которые поступают из минералов (минеральные вещества¹) или становятся доступными в результате минерализации органического вещества (NH_4^+ , NO_3^-). Все эти элементы поглощаются в форме ионов и включаются в растительную массу или накапливаются в клеточном соке. После сжигания органического сухого материала минеральные вещества остаются в виде золы. В золе растений могут находиться все химические элементы, встречающиеся в литосфере. Жизненно необходимыми и незаменимыми являются *основные элементы минерального питания*, которые нужны в больших количествах: N, P, S, K, Ca и Mg, а также *микроэлементы* Fe, Mn, Zn, Cu, Mo, B и Cl. Кроме того, есть еще элементы, которые, видимо, безусловно необходимы только для некоторых групп растений: Na для маревых, Co для бобовых с симбионтами, Al для папоротников и Si для диатомовых водорослей.

Для упорядоченного обмена веществ, хорошей продуктивности и беспрепятственного развития нужно, чтобы растение получало питательные вещества, включая микроэлементы, не только в достаточных количествах, но и в надлежащих соотношениях. Как мы знаем со времен Ю. Либиха, урожай зависит от того вещества, которое имеется в недостаточном количестве. Разные виды растений значительно различаются по своим потребностям в питательных веществах. Потребности культурных растений выяснены довольно хорошо. О специфических потребностях дикорастущих видов, напротив, известно лишь немного, хотя именно такого рода сведения помогли бы лучше понять причины, определяющие характерный видовой состав того или иного сообщества.

ПОЧВА КАК ИСТОЧНИК ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

МИНЕРАЛЬНЫЕ ВЕЩЕСТВА В ПОЧВЕ

Элементы минерального питания находятся в почве в растворенном и связанном виде. В почвенной воде растворена лишь очень незначительная часть (менее 0,2%) всего запаса питательных веществ. Почти 98% биоэлементов в почве содержится в органиче-

¹ Точнее, зольные вещества. — Прим. ред.

ских остатках, гумусе и труднорастворимых неорганических соединениях или входит в состав минералов. Это резерв питательных веществ, который очень медленно мобилизуется в результате минерализации гумуса и процессов выветривания. Остальные 2% адсорбированы на почвенных коллоидах.

Сорбционное связывание ионов и ионный обмен в почве

Коллоидные глинистые частицы и гуминовые вещества благодаря своему поверхностному электрическому заряду притягивают к себе ионы и дипольные молекулы и обратимо связывают их. Поэтому почвенные коллоиды действуют как иониты. Их обменная способность зависит от активной поверхности, которая у способного к набуханию глинистого минерала монтмориллонита составляет 600—800 м²/г, а у гуминовых веществ 700 м²/г и более. Как глинистые минералы, так и гуминовые вещества имеют избыточный отрицательный заряд, поэтому они удерживают прежде всего катионы. Наряду с этим есть и положительно заряженные участки, где могут присоединяться анионы, однако сорбируется всегда больше катионов, чем анионов. Как правило, сильнее притягиваются ионы с большей валентностью, например Ca²⁺ сильнее, чем K⁺; при одинаковой валентности ионы с тонкой водной оболочкой адсорбируются прочнее, чем сильно гидратированные ионы. Благодаря сорбционному связыванию ионы в большом количестве накапливаются на поверхности сильно набухших глинистых и гуминовых частиц.

Ионный слой служит посредником между твердой почвенной фазой и почвенным раствором. Если какие-то ионы добавляются к почвенному раствору или уходят из него, то это приводит к обменным процессам. При этом более прочно адсорбируемые ионы сильнее притягиваются коллоидом и вытесняют с его поверхности другие ионы с меньшей сорбируемостью. Сила сорбционного связывания убывает в ряду катионов Al³⁺—Ca²⁺—Mg²⁺—NH₄⁺—K⁺—Na⁺ и в ряду анионов PO₄³⁻—SO₄²⁻—NO₃⁻—Cl⁻. Ионы тяжелых металлов тоже могут адсорбироваться, но только в ничтожных количествах.

Сорбционное связывание ионов имеет ряд выгодных сторон: питательные вещества, высвобождающиеся при выветривании и при разложении гумуса, улавливаются и защищены от вымывания; концентрация почвенного раствора остается низкой и выравненной, так что корни растений и почвенные организмы не испытывают осмотической перегрузки (см. стр. 187 и 220), но при надобности сорбированные ионы легко доступны для растений.

Между почвенным раствором, почвенными коллоидами и запасами минеральных веществ в почве существуют очень слож-

ные, способные к адаптивной перестройке отношения подвижного равновесия, которые регулируют обмен минеральными веществами и обеспечивают непрерывное поступление элементов минерального питания. При этом концентрация водородных ионов в почвенном растворе сильно влияет на установление подвижного ионного равновесия в почве.

РЕАКЦИЯ ПОЧВЫ

Реакция почвы и доступность питательных веществ

Большинство почв во влажных областях имеют реакцию от слабокислой до нейтральной, торфяные почвы — сильнокислую (рН около 3), солончаковые и содовые почвы сухих областей — щелочную. Причины подкисления многообразны: обеднение основаниями вследствие промывания почвы, извлечение обменных катионов, выделение органических кислот корнями растений и микроорганизмами, но прежде всего диссоциация угольной кислоты, ко-

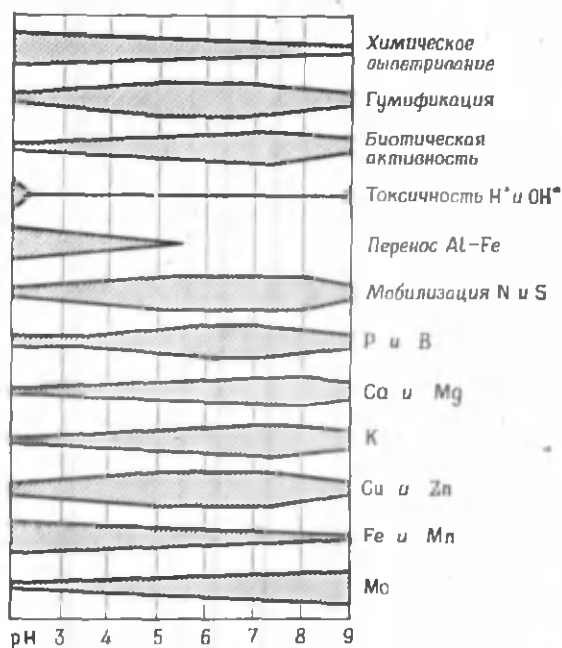


Рис. 95. Влияние pH почвы на почвообразование, на высвобождение и доступность минеральных питательных веществ и на условия жизни в почве. Ширина полос соответствует интенсивности процессов или доступности питательных веществ. (По Truog, из Schreder, 1969.)

торая накапливается в почве в результате процессов дыхания и брожения. В зависимости от материнской породы и насыщения поглощающего комплекса катионами почва обладает буферностью в определенных пределах рН. Карбонатные почвы имеют прежде всего буферную систему $\text{CaCO}_3/\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$, состоящую из солей сильного основания и слабой кислоты, поэтому их реакция слабощелочная. Реакция почвы изменяется на протяжении года (главным образом в связи с распределением осадков); кроме того, возникают локальные различия, особенно между отдельными почвенными горизонтами (см. рис. 88). Поэтому для характеристики местообитания необходимо определить реакцию почвы в течение всего года и по возможности по всему почвенному профилю, по крайней мере в наиболее густо пронизанной корнями зоне.

Реакция почвы влияет на почвенную структуру, выветривание и гумификацию и прежде всего на мобилизацию питательных веществ и на ионный обмен. Важнейшие из таких влияний представлены на рис. 95. В очень кислых почвах высвобождается слишком много ионов Al^{3+} , а содержание доступных ионов Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , PO_4^{3-} и MoO_4^{2-} понижено. В более щелочных почвах, напротив, ионы железа, марганца, PO_4^{3-} и некоторые микроэлементы связаны в труднорастворимых соединениях, так что растения хуже обеспечены этими веществами.

Реакция почвы и растение

Реакция почвы влияет на рост растений непосредственно и через снабжение питательными веществами. При рН меньше 3 и больше 9 протоплазма клеток в корнях большинства листостебельных растений сильно повреждается. Кроме того, избыток Al^{3+} в сильнокислых почвах и боратов в щелочных почвах оказывает на корни токсическое действие. Для микроорганизмов благоприятные зоны рН в большинстве случаев еще уже; бактерии, как правило, чувствительны даже к умеренной кислотности субстрата, поэтому в кислых почвах нарушается микробное разложение органического вещества, гниение происходит медленнее и накапливается NH_4^+ вместо NO_3^- (см. рис. 88). В кислых почвах преобладают грибы, которым свойственна большая кислотоустойчивость.

Для отдельных видов по их физиологической реакции на рН почвы можно определить потребности и характерные границы устойчивости (рис. 96). Некоторые виды *Sphagnum* предпочитают сильнокислую среду, они очень чувствительны к ионам OH^- и погибают уже при нейтральной реакции. По классификации Х. Элленберга их можно отнести к строгим ацидофилам с узкими пределами толерантности. Луговик извилистый (*Deschampsia flexuosa*) — растение-индикатор для кислых почв — лучше всего развивается при рН 4—5, но он хорошо растет также при нейт-

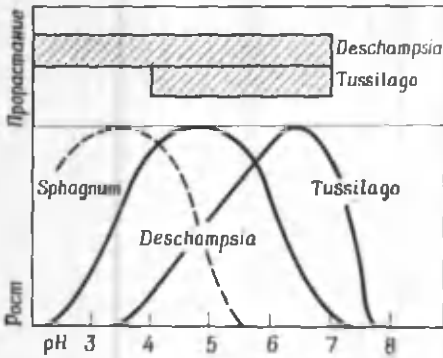


Рис. 96. Влияние pH на рост торфяного мха (*Sphagnum rubellum*) и на прорастание семян и рост луговика извилистого (*Deschampsia flexuosa*) и мать-и-мачехи (*Tussilago farfara*) в водной культуре. (По Olsen из Ellenberg, 1958.)

ральной реакции и выносит слабощелочные почвы; это ацидофильный базитолерантный вид. Так же ведут себя *Calluna vulgaris* и *Sarothamnus scoparius*. С ними контрастирует *Tussilago farfara* — вид с оптимумом в нейтрально-щелочной зоне, но с хорошей толерантностью до pH 4; этот вид можно считать базифильным ацидотолерантным растением. Наконец, есть и крайне базифильные организмы с узким интервалом толерантности; это, правда, не цветковые растения, а различные виды бактерий, для которых оптимум лежит далеко в щелочной зоне и которые повреждаются уже при pH ниже 6.

Большинство листостебельных растений — амфитолерантные формы с широким оптимумом от слабокислых до слабощелочных значений pH и с диапазоном толерантности от pH 3,5 до pH 8,5 при выращивании в одновидовых посевах. Однако в своем естественном распространении некоторые из них ограничены относитель-

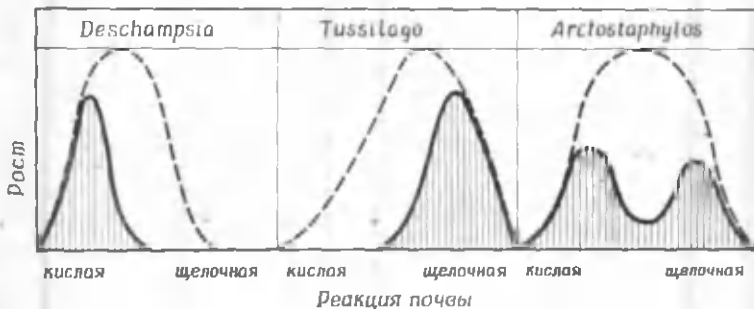


Рис. 97. Схема влияния pH на рост различных растений при выращивании в одновидовых посевах (кривая физиологического оптимума — пунктир) и в естественных условиях конкуренции (кривая экологического оптимума — сплошная линия, участки под которой заштрихованы). В области между пунктирной и сплошной кривыми отдельные виды могут расти только в чистой культуре, где они не испытывают давления конкуренции со стороны других, более приспособленных видов. (Ellenberg, 1958; Кларр, 1967.)

но узкими пределами рН; в таком случае их *экологический оптимум распространения* не совпадает с *физиологическим оптимумом развития* (рис. 97). В отличие от видов, которые могут выдерживать конкуренцию в пределах своего физиологического оптимума, некоторые виды оттесняются в места с меньшей интенсивностью конкуренции. Тогда они полностью используют границы своей толерантности по отношению к рН почвы. В результате, например, такой амфитолерантный вид, как толокнянка *Arctostaphylos uva-ursi*, распространен главным образом на кислых и щелочных почвах.

БАЛАНС МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ РАСТЕНИЯ

ПОГЛОЩЕНИЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Извлечение ионов из почвы

Корень извлекает из почвы питательные вещества различными способами. Здесь действуют следующие механизмы (рис. 98):

1. *Поглощение ионов из почвенного раствора.* Эти ионы непосредственно и легко доступны, но концентрация почвенного раствора очень низка: содержание в нем ионов NO_3^- , SO_4^{2-} , Ca^{2+} и Mg^{2+} ниже 1000 ч. на млн, K^+ — ниже 100 ч. на млн, а фосфат-ионов — ниже 1 ч. на млн. Почвенный раствор пополняет свой ионный фонд в результате перехода ионов из твердой почвенной фазы.

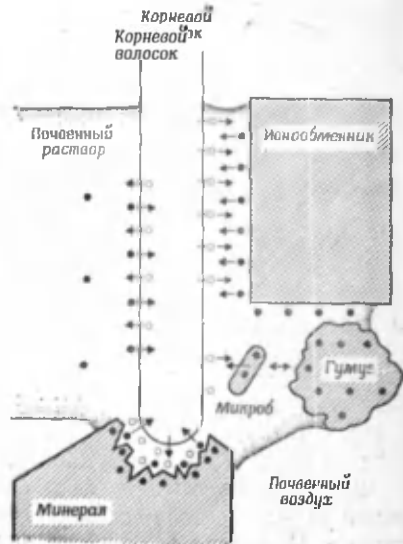


Рис. 98. Мобилизация минеральных веществ в почве и поглощение их корнем. Обозначения: ● минеральные вещества; ○ ионы H^+ и HCO_3^- . (Finck, 1969.)

2. *Обменное поглощение сорбированных ионов.* Выделяя ионы H^+ и HCO_3^- (продукты диссоциации уголекислоты, образующейся при дыхании), корень способствует ионному обмену на поверхности глинистых и гумусовых частиц и получает в обмен ионы питательных солей.

3. *Растворение связанных запасов питательных веществ при помощи выделяемых ионов H^+ и органических кислот.* Химически связанные элементы минерального питания, прежде всего тяжелые металлы, высвобождаются и переводятся в хелатное соединение. Металлохелаты не превращаются вновь в исходные соединения, но легко поглощаются корнями растений. Выделение H^+ и кислот зависит от интенсивности дыхания и, следовательно, от снабжения корней кислородом и углеводами и от температуры. Кроме того, выделения корней разных видов растений обладают неодинаковой растворяющей способностью.

Поступление ионов в корень

Из почвенного раствора ионы питательных солей попадают в паренхиму коры корня путем диффузии и с поступающей водой. Там они связываются благодаря зарядам на поверхности влажных клеточных стенок и на внешней границе протопластов. Это процесс чисто *пассивный*, он обусловлен градиентами концентрации и электрических зарядов между почвенным раствором и внутренней частью корня. Наружную зону корня, в которой происходит выравнивание концентрации с внешним раствором путем диффузии, называют *кажущимся свободным обменным пространством*. Измерения, проведенные на культурных растениях (главным образом злаках), показали, что «кажущееся свободное обменное пространство» электростатически связывает значительное количество ионов.

Поступление ионов в клетку и их накопление

Ионы плохо проникают в живую клетку из-за их водной оболочки. Они транспортируются через биомембраны с помощью ионных насосов и накапливаются внутри клеток. Этот *активный перенос* ионов в клетку связан с преодолением электрохимического градиента и поэтому требует затраты энергии, источником которой служит дыхание. Активное поглощение питательных веществ зависит от факторов, влияющих на интенсивность дыхания. Согласно теории «переносчиков», ионы присоединяются к заряженным энергией участкам на наружной стороне клеточной мембраны и транспортируются в цитоплазму. Места связывания, вероятно, специфичны, — во всяком случае, они различны для анионов и катионов. Механизмы активного переноса действуют на всей внешней

границе протоплазмы (т. е. в плазмалемме и в тонопласте) и внутри протоплазмы — веаде, где происходит транспорт ионов между компартментами.

На основе сочетания пассивного и активного переноса ионов можно объяснить следующие характерные особенности поглощения питательных солей.

Аккумулирующая способность. Растительная клетка может поглощать ионы против концентрационного градиента и очень эффективно накапливать их внутри клетки, особенно в вакуоли. Эта способность очень важна, в частности, для водных растений, так как окружающая среда содержит необходимые им элементы в чрезвычайно низких концентрациях.

Избирательность. Растительная клетка может более активно поглощать определенные ионы, в которых она больше нуждается. Например, она в общем отдает предпочтение катионам по сравнению с анионами, а из катионов одни накапливает в большей степени, чем другие. В случае необходимости электронейтральность поддерживается путем обмена ионами (H^+ , HCO_3^-). Избирательность по отношению к определенным биоэлементам зависит от физиологической конституции растения, и по этому признаку разные виды отличаются друг от друга.

Неспособность полностью исключать ненужные ионы. Растительная клетка вынуждена поглощать ионы, которые содержатся в окружающей ее среде. Она не может полностью «закрывать вход» ненужным, а также вредным солям даже в том случае, если она страдает из-за этого. Хотя пограничные слои цитоплазмы трудно проницаемы для ионов, они их все же пропускают. Это приводит к тому, что при большой разности концентраций по обе стороны биомембраны ионы проникают в клетку. При высоких внешних концентрациях, которые встречаются, например, в засоленных почвах, клетки переполняются ионами, которые им не нужны в таком количестве (Na^+ , Cl^- и др.).

ТРАНСПОРТ МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ В РАСТЕНИИ

Поглощаемые ионы начинают свой путь в «кажущемся свободном пространстве» корня. Там они поступают в цитоплазму паренхимных клеток и через нее проходят в клеточный сок. Транспорт ионов от клетки к клетке осуществляется благодаря прямому контакту цитоплазмы через плазмодесмы. Вакуоли служат только местами накопления и не играют никакой роли в ближних перемещениях солей. Питательные соли, просочившиеся в вакуоли или активно выделенные в них, остаются там до тех пор, пока вновь не произойдет их активный перенос в цитоплазму. Ближний транспорт происходит, таким образом, в обход вакуолей через *симпласт*

корня, т. е. по непрерывной цепи живых протопластов. Симпластический путь ведет через эндодерму в центральный цилиндр. Там паренхимные клетки соприкасаются с проводящими элементами. Клетки флоэмы получают ионы через симпластический контакт. В заполненные водой сосуды и трахеиды ионы проникают пассивно, по градиенту концентрации; кроме того, происходит и активное выделение их в воду, находящуюся в сосудах.

По путям ксилемы питательные соли движутся вверх с транспирационным током и распределяются по всему растению (см. стр. 224). В конечных пунктах сосудистой сети они диффундируют через клеточные стенки на поверхность протопластов в паренхиме проводящих пучков, в которую они активно выделяются. Ближний транспорт происходит снова симпластическим путем, и опять часть питательных солей откладывается в вакуолях. В цепи транспорта питательных веществ лимитирующим фактором служит перемещение ионов через симпласт в корне; в большинстве случаев транспирационный ток мог бы переносить значительно большие количества питательных солей.

Столь же важную роль в передвижении солей играет и флоэма. Через многочисленные места соприкосновения, особенно в корне и в стеблевых узлах, оба пути дальнего транспорта соединены друг с другом. Вместе с током ассимилятов к местам большей потребности направляются и минеральные вещества. Транспорт по ситовидным трубкам обеспечивает прежде всего перемещение уже усвоенных минеральных веществ внутри растения. Различные биоэлементы перемещаются не одинаково легко (табл. 20 и 21): те элементы, которые переводятся в органическую форму (например, N, P и S), хорошо транспортируются, так же как и щелочные ионы ($K^+ > Mg^{2+} > Ca^{2+} \approx Mn^{2+}$) и Cl^- . Плохо перемещаются тяжелые металлы и щелочноземельные ионы, особенно кальций, который поэтому все больше накапливается в листьях (в конце пути ксилемного транспорта).

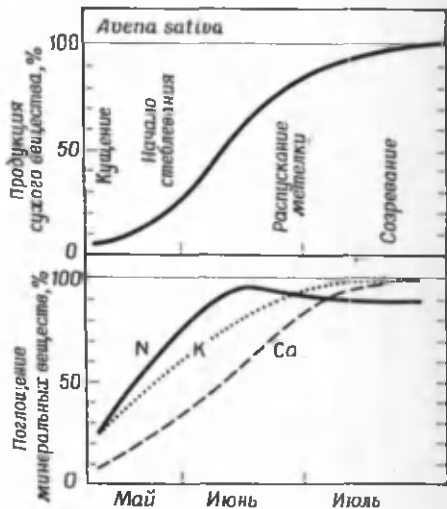
УСВОЕНИЕ И ОТЛОЖЕНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ В РАСТЕНИИ

Некоторые биоэлементы включаются в само вещество тела растения — они входят в состав ферментов или служат их активаторами, либо своим коллоидно-химическим действием регулируют состояние набухания протоплазмы и тем самым активность ферментов. Данные о специфическом способе включения, характере действия и преимущественном накоплении различных минеральных элементов в растении сведены в табл. 20 и 21. Биохимические подробности включения минеральных веществ можно найти в учебниках физиологии растений и микробиологии.

Включение минеральных веществ в состав органов растения

В развивающихся растениях поглощение минеральных веществ и включение их в состав органов опережают прирост массы (рис. 99). Поэтому важнейшие элементы минерального питания должны быть уже заранее в наличии; таким образом становится понятным, что нехватка минеральных элементов с самого начала ограничивает синтез органических веществ. У деревьев распускающиеся листья заблаговременно накапливают N, P, K и другие

Рис. 99. Поглощение минеральных веществ и накопление сухого вещества растущими и созревающими растениями овса. Поглощение минеральных веществ дано в процентах от общего поглощения за период вегетации, прирост сухого вещества — в процентах от конечной величины. N и K особенно интенсивно поглощаются молодыми, быстро растущими растениями, поглощение Ca следует в основном за ходом образования сухого вещества. (По Scharrer и Mengel, из Mengel, 1968.)



элементы. В дальнейшем количество органического вещества увеличивается быстрее, чем количество минеральных веществ, так что соотношение смещается в пользу органического вещества. В пересчете на сухой вес содержание минеральных веществ оказывается теперь более низким («эффект разбавления»), но если учитывать содержание минеральных веществ в расчете на один лист, то падение их концентрации становится заметным лишь в том случае, если питательные вещества уже перемещались куда-то из листьев. С возрастом в листьях все больше накапливаются Ca, S и малоподвижные в растениях элементы Fe, Mn и B, тогда как подвижные элементы N, P и прежде всего K сильнее всего сконцентрированы в молодых листьях, а по мере созревания и старения листьев количество их уменьшается. Поэтому в течение года соотношение Ca/K в листьях характерным образом изменяется в пользу кальция.

Таблица 20. Наличие, поглощение, распределение, включение в состав растений и характер действия элементов минерального питания (по Finck, 1969, с дополнениями)

Био-элемент	Связанный запас в почве	Доступность в почве	Форма, в которой данный элемент поглощается	Включение в вещества растения	Функция в растении	Место преимущественного накопления	Перемещаемость	Симптомы недостаточности
N	Органические соединения, нитраты	Пополняется благодаря микробному разложению органических веществ; NH_4^+ сорбируется на глинистых минералах и гумусе; NO_3^- в растворе	NO_3^- , NH_4^+ ; иногда мочевины	Остается в виде свободного иона NO_3^- ; включается в органические соединения — в белки, нуклеиновые кислоты, вторичные вещества и др.	Важный компонент протоплазмы и ферментов	Молодые побеги, листья, почки, семена, запасающие органы	Хорошая, преимущественно в форме органических соединений	Слабый или карликовый рост, отсутствие роста и склероморфизм. Отношение побеги/корни сдвинуто в пользу корней; преждевременное пожелтение более старых листьев
P	Органические соединения, Са-, Fe-, Al-фосфаты	В форме PO_4^{3-} и HPO_4^{2-} плохо растворим, сорбируется и образует хелаты; микробиологическое пополнение незначительно	HPO_4^{2-} , H_2PO_4^-	Остается в виде свободного иона; включается в эфироподобные соединения, нуклеотиды, фосфатиды, фитин	Энергетический обмен и синтеза (фосфорилирование)	Репродуктивные органы; в меньшей степени вегетативные	Хорошая, в форме органических соединений	Нарушение репродуктивных процессов (задержка цветения), отсутствие роста, бронзово-фиолетовая окраска листьев и стеблей
S	Органические соединения, сульфидные минералы, Са-, Mg-, Na-сульфаты]	В виде SO_4^{2-} легко растворима, слабо сорбируется	SO_4^{2-} из почвы (SO_2 из воздуха)	Остается в виде свободного иона; включается в форме SH- или SS-групп и в фор-	Компонент протоплазмы и ферментов	Листья, семена	Хорошая в органической форме, плохая в ионной	Сходны с симптомами азотной недостаточности

К	Полевые шпаты, слюда, глинистые минералы	Большая часть сорбирована, меньшая в растворе	K^+	<p>ме сульфата в белки, коферменты, вторичные вещества</p> <p>Остается в виде иона — растворенного (преимущественно в клеточном соке) и сорбированного</p>	Коллоидно-химическое действие (способствует набуханию); синергисты: NH_4^+ , Na^+ ; антагонист — Ca^{2+} ; активация ферментов (фотосинтез)	Зоны клеточного деления, молодые ткани, паренхима коры, места активного метаболизма	Хорошая	Нарушение водного баланса (засыхание верхушек), изгибание краев листьев (состояние завядания)
Mg	Карбонаты (доломит), силикаты (авгит, роговая обманка, оливин), сульфаты, хлориды	Большая часть растворена, меньшая сорбирована; недостаток в кислых почвах	Mg^{2+}	Остается в виде растворенного или сорбированного иона; включается в комплексные соединения, в хлорофилл и пектаты; входит в состав ферментов	Регуляция набухания (антагонист — Ca^{2+}), энергетический обмен (фотосинтез, трансфосфорилирование); синергисты: Mn, Zn	Листья	Довольно хорошая	Слабый рост, межжилковый хлороз более старых листьев
Ca	Карбонаты, гипс, фосфаты, силикаты (полевые шпаты, авгит)	Большая часть сорбирована, меньшая в растворе; недостаток в очень кислых почвах	Ca^{2+}	В виде иона, в виде соли растворенной, кристаллизованной и иницирующей, в виде хелата, в органических соединениях (в пектатах)	Регуляция набухания (антагонисты: K^+ , Mg^{2+}); активация ферментов	Листья, кора деревьев	Очень плохая	Нарушение роста, связанного с делением клеток

Таблица 21. Наличие, поглощение, распределение, включение и характер действия микроэлементов (по Finck, 1969, с дополнениями)

Биоэлемент	Связанный запас в почве	Доступность в почве	Форма, в которой данный элемент поглощается	Включение в состав растения	Функция в растении	Место преимущественного накопления	Перемещаемость	Симптомы недостаточности
Fe	Сульфиды, окислы, фосфаты, силикаты (авгит, роговая обманка, биотит)	Сорбированного больше, чем мобилизованного; в карбонатных почвах переходит в труднодоступную форму	Fe ²⁺ , Fe(III)-хелат	Включается в металлоорганические соединения; компонент ферментов	Энергетический обмен (окислительно-восстановительные процессы), азотный обмен	Листья	Плохая	Межжилковый хлороз до обесцвечивания молодых листьев (жилки зеленые)
Mn	Аморфные окислы (пирролюзит), карбонаты; в силикатах	Сорбированного больше, чем растворимого; более доступен в кислых почвах, накапливается при восстановительных условиях	Mn ²⁺ , Mn-хелат	В металлоорганические и комплексные соединения; компонент ферментов	Энергетический обмен (оксидазы, фотосинтез, трансфосфорилирование), азотный обмен; синергисты: Mg, Zn	Листья	Довольно плохая	Угнетение роста, некрозы
Zn	Фосфаты, карбонаты, сульфиды, окислы; в силикатах	Сорбированного больше, чем растворимого; мобилизуется в кислой среде лучше, чем в щелочной	Zn ²⁺ , Zn-хелаты	В комплексные соединения	Активация ферментов; энергетический обмен (дегидрогеназы), расщепление белков, образование ростовых веществ	Корни, побеги	Плохая	Торможение роста (розеточный рост), пожелтение листьев, нарушения плодоношения

Биоэлемент	Связанный запас в почве	Доступность в почве	Форма, в которой данный элемент поглощается	Включение в состав растения	Функция в растении	Место преимущественного накопления	Перемещаемость	Симптомы недостаточности
Сu	Сульфиды, сульфаты, карбонаты	Сорбирована; мобилизуется в кислой среде лучше, чем в щелочной; прочно фиксируется в гумусе	Cu^{2+} , Cu-хелат	В комплексные соединения; входит в состав ферментов	Энергетический обмен (фотосинтез, оксидазы), азотный обмен, вторичный обмен	Одревесневшие стебли	Плохая	Засыхание верхушек, хлороз молодых листьев
Mo	Молибдаты; в силикатах	Сорбирован, мобилизуется в щелочной среде лучше, чем в кислой	MoO_4^{2-}	В металлургические соединения; входит в состав ферментов	Азотный обмен (редуктазы), фосфорный обмен	—	Плохая	Нарушение роста, деформация побегов
B	Турмалин, бораты	Сорбированного больше, чем растворимого; в кислой среде более доступен, чем в щелочной	$H_2BO_3^-$, $H_2BO_4^-$	В комплексные соединения с углеводами, в зфироподобные соединения	Транспорт и обмен углеводов, активация ростовых веществ (рост пыльцевых трубок)	Листья, верхушки побегов	Плохая	Нарушение роста (некрозы меристемы), слабое ветвление корней, некрозы флоэмы, нарушения плодоношения
Cl	Соли; силикаты	Растворимого больше, чем сорбированного	Cl ⁻	Остается в виде свободного иона, накапливается главным образом в клеточном соке	Коллоидно-химическое действие (сильно способствует набуханию); активация ферментов (фотосинтез)	Листья	Хорошая	

Содержание золы в сухом веществе и состав золы растений

Данные о содержании золы в различных растениях приведены в табл. 22, а о среднем составе золы — в табл. 23. В большем количестве (10—50‰ сухого вещества) содержатся элементы N¹, K, Ca и у некоторых растений Si. Содержание Mg, P и S варьирует в пределах от нескольких промилле до 10‰, а содержание микроэлементов — от нескольких миллионных долей до 0,2‰. Количественное соотношение отдельных биоэлементов может быть очень характерным для определенных видов и семейств растений, а также для различных органов и, кроме того, изменяется с возрастом (рис. 100). Деревья и кустарники², как правило, содержат больше N, чем K (это различие особенно велико у субарктических видов); у травянистых растений чаще наблюдается обратное соотношение. Очень характерно отношение Ca : K; у Caryophyllaceae,

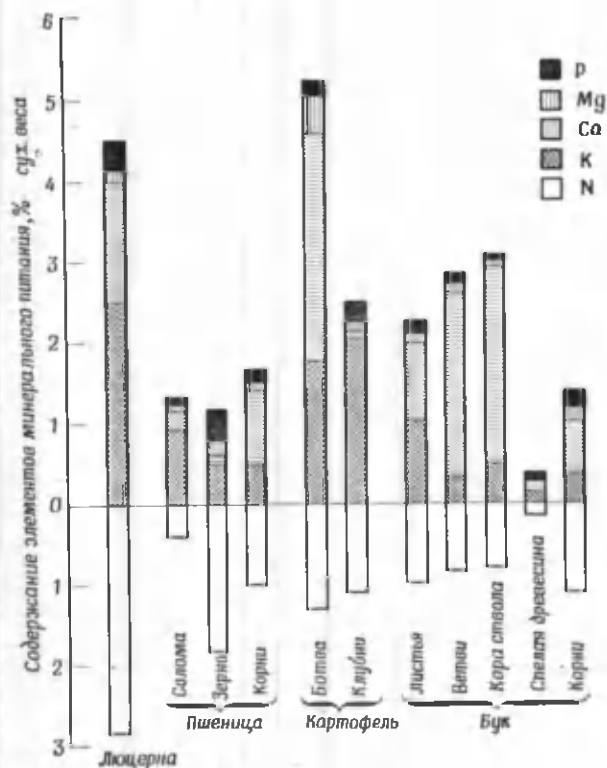


Рис. 100. Концентрация и распределение минеральных веществ в различных растениях и их органах. (По Ehwald, из Ellenberg, 1963.)

¹ Азот в состав золы не входит. — Прим. ред.

² Имеются в виду их листья. — Прим. ред.

Таблица 22. Среднее содержание золы в сухом веществе различных растений, в процентах (по определениям многих авторов)

Бактерии	8—10	Галофиты	15—25
Грибы	7—8	Кактусы	10—16
Планктонные водоросли без скелетного вещества	~5	Лиственные деревья	
Диатомовые водоросли	До 50	Листья	3—4
Бурые водоросли	10—20	Древесина	~0,5
Мхи	2—4	Кора и корка	3—8
Папоротники	6—10	Хвойные деревья	
Злаки	6—10	Хвоя	~4
Травянистые двудольные	6—15	Древесина	~0,4
		Кора и корка	3—4

Таблица 23. Среднее содержание минеральных биоэлементов в растениях, почве (г на 1 кг сухого вещества) и морской воде (г на 1 л) (по сводкам Kalle, 1958; Finck, 1969; Fortescue, Marten, 1970)

Элемент	Наземные растения		Почва	Морские организмы	Морская вода
	интервал	среднее			
N	10—50	20	1	50	0,0003
P	1—8	2	0,7	6	0,00003
S	0,5—8	1	0,7	10	0,9
K	5—50	10	14	10	0,4
Ca	5—50	10	14	5	0,4
Mg	1—10	2	5	5	1,3
Fe	0,05—1	0,1	38	0,4	0,00005
Mn	0,02—0,3	0,05	0,9	0,02	0,000005
Zn	0,01—0,1	0,02	0,05	0,2	0,000005
Cu	0,002—0,02	0,006	0,02	0,05	0,00001
Mo	0,0001—0,001	0,0002	0,002		
B	0,005—0,1	0,02	0,01	0,02	0,005
Cl	0,2—10	0,1	0,1	40	19,3

Primulaceae и Solanaceae преобладает калий, у Fabaceae, Crassulaceae и Brassicaceae — кальций. Злаки, осоки, пальмы и хвощи накапливают больше Si, чем Ca; кремний может составлять у них до $\frac{2}{3}$ всей золы; у диатомовых водорослей, панцирь которых состоит из кремневой кислоты, доля Si в золе достигает более 90%.

Большинство растений содержат несколько больше P, чем S, но бывает и наоборот: у Brassicaceae серы всегда значительно больше, чем фосфора. Листья тропических деревьев содержит поразительно много алюминия. Наконец, имеются еще растения, которые накапливают много натрия, который по своему количеству обычно находится в конце ряда, непосредственно перед микроэлементами. Это прежде всего растения солончаковых почв, к ко-



Рис. 101. Региональные различия содержания зольных элементов в годичном приросте растительного покрова. Наименьшее содержание золы наблюдается в тундрах и бореальных хвойных лесах, самое высокое — на солончаках и в магновах. (По Базилевич и Родину, 1971.)

торым относятся многие *Chenopodiaceae*, а также *Brassicaceae* и *Umbelliferae*.

У одного и того же растения наиболее богаты золой листья, а беднее всего одревесневшие органы (см. рис. 100 и табл. 22). В листе накапливаются преимущественно Ca, Mg и S, а у злаков и тропических лесных деревьев также Si; цветки и плоды накапливают главным образом K, P и S, стволы деревьев содержат относительно много Ca.

На содержании золы и ее составе сказывается (наряду со специфическими особенностями растений) запас питательных веществ в местообитании (рис. 101). Растения на очень бедных питательными веществами почвах, особенно кислых, бедны золой (1—3% сухого вещества); это относится и к эпифитам. Напротив, на засоленных почвах растения очень богаты золой (до 25% сухого вещества), в которой повышено относительное содержание Na, Mg, Cl и S. Рудеральные растения, растущие на богатых питательными веществами почвах, тоже содержат относительно много натрия, а также много нитрата, накопленного в клеточном соке. Хотя из фонда минеральных солей почвы растения поглощают различные элементы избирательно, они не могут ни один из них отвергнуть полностью, поэтому состав золы отражает геохимическое своеобра-

ние местности (рис. 102 и табл. 24). Много азота содержат главным образом растения высоких широт (тундры, тайги), а также среднеазиатских пустынь; накопление кальция встречается на известковых почвах и в растительности субтропических и тропических засушливых областей, а высокое содержание кремния в наземных растениях характерно для сообществ экваториальной зоны (тропические леса, саванны).

Повышенное содержание Fe, Mn и Al в растениях отмечается на кислых почвах, а необычно высокие концентрации тяжелых металлов — на серпентинных почвах или вблизи рудных месторождений. Накопление минеральных веществ, зависящее от места обитания, можно использовать для того, чтобы путем анализа золы выявлять нехватку определенных элементов и потребность культурных растений в соответствующих удобрениях (листовой анализ); дикорастущие растения могут, таким образом, служить индикаторами содержания питательных веществ в почве, а также возможного наличия рудных месторождений.

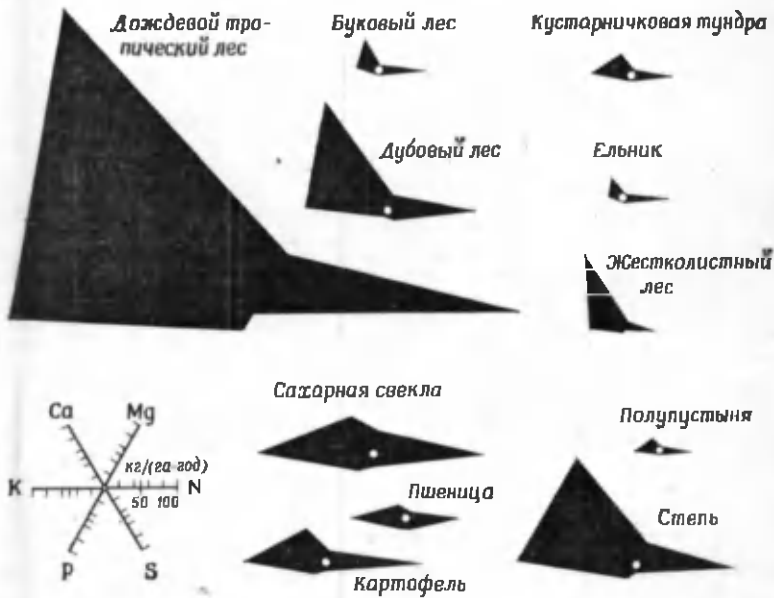


Рис. 102. Удельное поглощение минеральных веществ различными экосистемами и растительными сообществами: дождевым тропическим лесом в Гане, буковым и дубовым лесом на бедных почвах в Бельгии, ельником на богатой минеральными веществами почве в Швеции, жестколистым лесом (*Quercus ilex*) в Южной Франции, растительностью субарктической кустарничковой тундры в СССР, луговой степи на черноземной почве в СССР и полупустыни на солончаках в СССР. (По Debaeyer, из Duvigneaud, 1974.)

Таблица 24. Классификация типов круговорота зольных элементов и азота (по Родину и Базилевич, 1965)

Классы типов круговорота	Растительность	Группы типов круговорота
Азотный бореальный	Тундры	Азотные, тундровые, низкозольные, очень малопродуктивные, застойные; N (K, Mn)
	Тайга Сосняки и ельники	Кальциево-азотные, таежных хвойных лесов, низкозольные, средне- и малопродуктивные, сильно заторможенные; N > Ca
	Березняки	Кальциево-азотные, таежных лиственных лесов, среднезольные, среднепродуктивные, сильно заторможенные; N > Ca (Si, Mg)
Азотный пустынный	Полукустарничковые пустыни	Кальциево-азотные, полукустарничковых пустынь, среднезольные, очень малопродуктивные, весьма интенсивные; N > Ca (Na, Cl)
Азотный субтропический	Субтропические лиственные леса	Кальциево-азотные, субтропических лиственных лесов, среднезольные, высокопродуктивные, интенсивные; N > Ca (Si, Al, Fe)
Кальциевый суббореальный	Дубравы Бучины	Азотно-кальциевые, широколиственных лесов, среднезольные, среднепродуктивные, заторможенные; Ca > N
Кальциевый субтропический	Субтропические пустыни	Кремниевые-кальциевые, субтропических пустынь, повышено-зольные, очень мало- и малопродуктивные, весьма интенсивные; Ca > Si (Al, Fe)
Кремниевый степной	Степи	Азотно-кремниевые, степные, среднезольные, мало- и среднепродуктивные, интенсивные; Si > N
Кремниевый пустынный	Эфемерово-полукустарничковые пустыни	Азотно-кремниевые, эфемерово-полукустарничковых пустынь, среднезольные, среднепродуктивные, весьма интенсивные; Si > N (Cl, Na)

Продолжение

Классы типов круговорота	Растительность	Группы типов круговорота
Кремниевый тропический	Саванны	Азотно-кремниевые, саванновые, среднезольные, среднепродуктивные, весьма интенсивные; $Si > Na$ (Fe, Al)
	Влажные тропические леса	Азотно-кремниевые, влажных тропических лесов, среднезольные, высокопродуктивные, весьма интенсивные; $Si > N$ (Al, Fe, Mn, S)
Хлоридный	Солончаковая растительность, пустынь	Натриево-хлоридные, солончаковых пустынь, весьма высокозольные, очень малопродуктивные, весьма интенсивные; $Cl > Na$

Потребность в элементах минерального питания и влияние их избытка

По степени обеспеченности минеральными веществами у растений различают в основном три состояния питания: недостаточное питание, достаточное снабжение питательными веществами и их вредный избыток (рис. 103).

При *недостаточном питании* растения бывают низкорослыми, в некоторых случаях преждевременно цветут, плодоносят и стареют. Если недостает лишь каких-то определенных элементов или если данному виду растений отдельные элементы нужны в необычно большом количестве, могут появиться *специфические* симптомы недостаточности. У культурных растений они лучше изучены,



Рис. 103. Схема отношения между минеральным питанием (концентрацией минеральных веществ в растении) и продукцией сухого вещества. (По Drosdoff и по Prevot, Ollagnier, из Smith, 1962.)

но их можно встретить и у дикорастущих видов. Важнейшие симптомы такой односторонней недостаточности у культурных растений приведены в табл. 20 и 21.

При *достаточном питании* даже довольно большие различия в количестве питательных веществ не сказываются на росте и развитии растений. Как только потребность удовлетворена, дальнейшее повышение уровня питания уже, по-видимому, не дает эффекта в отношении роста; не исключено, однако, что оно улучшает другие экологически важные и повышающие конкурентоспособность свойства, например устойчивость к паразитам или к экстремальным климатическим условиям.

В *избыточной* дозе минеральные вещества могут оказывать токсическое действие, особенно при односторонней избыточности. В природе это имеет место на засоленных и содержащих соду почвах, в гипсовых впадинах, рудеральных местообитаниях и особенно на почвах с повышенным содержанием тяжелых металлов и на отвалах пустой породы после промышленных разработок (Zn, Pb, Cr, Ni, Co, Cu).

Только немногие виды растений приспособлены к таким почвам; они либо лишь в ограниченном количестве поглощают избыточные элементы, либо обезвреживают их путем осаждения или путем изоляции в компартментах клетки и в клеточной стенке. Кроме того, есть виды, устойчивые к высоким концентрациям определенных тяжелых металлов и способные даже накапливать ионы металлов (*токсикофиты* по П. Дювиньо; табл. 25). Специализированными видами, пригодными для индикации почв с тяжелыми металлами, являются: на местообитаниях, содержащих много свинца, — *Festuca ovina* и *Agrostis tenuis*, на цинковых почвах — гальмейные

Таблица 25. Максимальное переносимое без вреда содержание тяжелых металлов в листьях и корнях некоторых европейских растений, накапливающих тяжелые металлы. Для сравнения в скобках приведены соответственные величины для тех же видов, произрастающих на почвах с нормальным содержанием тяжелых металлов. (По Ernst, 1976)

Вид растения	Происхождение	Элемент	Орган	Содержание данного металла, мг на 1 кг сухого вещества
<i>Thlaspi alpestre</i>	Англия	Цинк	Лист	25 000 (120)
<i>Minuartia verna</i>	Югославия	Свинец	Корень	11 300 (80)
			Лист	11 400 (12)
<i>Jasione montana</i>	Англия	Мышьяк	Корень	26 300 (27)
			Лист	6 200 (0,2)
<i>Minuartia verna</i>	Германия	Медь	Лист	1 030 (7)
			Корень	1 850 (17)
<i>Thlaspi alpestre</i>	Германия	Кадмий	Лист	172 (0,1)
			Корень	18 (0,1)

растения *Viola calaminaria*, *Thlaspi calaminare* и некоторые виды *Silene*, на селеновых местообитаниях — *Astragalus bisulcatus* и другие виды *Astragalus*, на серпентиновых почвах (Cr, Ni, Mg) — *Asplenium cuneifolium*, *Alyssum bertolonii*, *Armeria maritima*, *Cupressus sargentii* и др. Особенно характерна флора почв, богатых медью и кобальтом (например, «медные» флоры Кантагги и Родезии); кроме того, к купрофитам относятся *Silene vulgaris*, *Gypsophila patrini*, различные виды *Gladiolus*, а также некоторые злаки и мхи.

Элиминация минеральных веществ

Элементы минерального питания большей частью остаются в той ткани, в которую они поступили. Для «разгрузки» протоплазмы они выделяются в вакуоли и там накапливаются или осаждаются (например, оксалат кальция). В клеточных стенках также накапливаются минеральные вещества, приносимые транспирационным током и выпадающие в осадок при испарении воды. Эти вещества элиминируются только с отмиранием и опадением частей растения; поэтому смена листьев — это необходимый, закономерный для многолетних растений экскреторный процесс. Меньшие количества минеральных веществ выделяются раньше в составе секретов и экскретов, а также в виде рекретов (рис. 104). Согласно классификации Фрей-Висслинга, *секреты* — это выделяемые продукты ассимиляции (растворимые углеводы, например в нектаре, карбоновые кислоты и аминокислоты в корневых выделе-



Рис. 104. Схема обмена минеральных веществ. (По Frey-Wyssling, 1949.)

ниях); *эксекреты* — продукты вторичного обмена или конечные продукты катаболизма, а *рекреты* — это соли, которые еще не были вовлечены в обмен веществ и выделяются в неорганической форме.

Из прямых выделительных процессов в связи с балансом минеральных веществ имеет значение только рекреция. Она происходит по всей поверхности растения, с которой соли вымываются дождевой водой. Некоторые ионы, а именно K^+ , Na^+ , Mg^{2+} и ионы марганца, могут выщелачиваться относительно легко. Растения мест, богатых солями, часто имеют солевывделительные железы; виды камнеломки выделяют известь через гидатоды.

Секреты и эксекреты имеют экологическое значение в связи с биотической интерференцией (см. стр. 19); они, например, используются растениями как приманка для опылителей цветков и особенно как ингибиторы роста, играющие роль во внутривидовой и межвидовой конкуренции (аллелопатия и антибиоз). *Аллелопатически* действующие вещества — это органические соединения, которые выделяются растениями и вредно действуют на другие растения или препятствуют их внедрению. Чаще всего такую функцию выполняют эфирные масла, этилен, фенольные соединения, алкалоиды, гликозиды и производные кумарина; они выделяются в воздух, переходят из корней в почву или вымываются из побегов дождем и тоже попадают в почву. Эфирные масла, алкалоиды, производные кумарина и хинонов, выделяемые эвкалиптами и другими миртовыми, *Juglans*, *Ailanthus*, *Arctostaphylos*, многими *Asteraceae* и различными другими растениями, тормозят прорастание семян и тем самым подавляют развитие подростка. Корневые выделения, например гликозид амигдалин из корней персиковых деревьев и фенольное соединение флоридзин из корней яблонь, могут играть роль во внутривидовой корневой конкуренции. Разумеется, часто нелегко бывает получить доказательство химического конкурентного торможения, особенно в природных условиях.

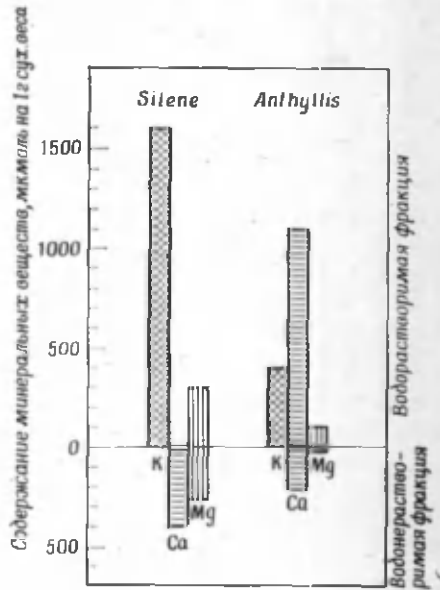
ОСОБЕННОСТИ ОБМЕНА МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ В РАЗНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ

Растения известковых почв и кальцефобные растения

Некоторые виды растений встречаются только на почвах, богатых известью, другие — только на бедных известью силикатных и песчаных почвах. Попытка вскрыть причины этой поразительной зависимости распространения растений от особенностей местообитания — один из старейших примеров каузально-экологической постановки вопроса. Еще в начале прошлого столетия Ф. Унгер, исходя из наблюдений над горной флорой Тироля, пытался объяснить эту зависимость. Проблема чрезвычайно сложна, ее и сейчас еще нельзя считать решенной.

Известковые почвы отличаются от почв, бедных известью, прежде всего следующими признаками: они в большинстве случаев более водопроницаемы, а потому суше и теплее, чем силикатные почвы, но главное то, что в них сильно повышено содержание Ca^{2+} и HCO_3^- . Поэтому известковые почвы обладают буферностью в области более высоких значений рН, им свойственна нейтральная

Рис. 105. Содержание минеральных веществ в листьях *Silene inflata* и *Anthyllis vulneraria* из местообитаний, богатых известью. *Silene* переводит поглощенный кальций в водонерастворимую форму (в виде оксалата); кроме того, это растение содержит много калия. *Anthyllis* выносит высокий уровень Са и содержит в водорастворимой фракции больше Са, чем К. (Kinzel, 1969; Horal, 1971.)



или слабощелочная реакция. Азот в известковых почвах минерализуется быстрее, P, Fe, Mn и тяжелые металлы менее доступны, чем в кислых почвах (кремний, по-видимому, не имеет отношения к интересующей нас проблеме). Понятно, что все эти почвенные факторы сказываются на обмене минеральных веществ и росте растений, которые в зависимости от вида предъявляют различные специфические требования к своему субстрату; конкурентоспособность и устойчивость растений уменьшаются, если их потребности удовлетворены не полностью или совсем не удовлетворены.

На кислых почвах типичные растения известковых почв повреждаются, вероятно, свободными ионами железа, марганца и прежде всего алюминия, содержание которых в этих условиях повышено. Растения, избегающие богатых известью почв (кальцефобы), способны связывать ионы тяжелых металлов в форме комплексных соединений, так что им не вредит их избыток, но это приводит к явлениям недостаточности (например, хлорозу из-за нехватки железа), если такое растение пересаживают на известковую

почву, где микроэлементы содержатся в очень малой концентрации.

Строгие кальцефобы весьма чувствительны к HCO_3^- и Ca^{2+} . Торфяные мхи и кальцефобные злаки, например *Deschampsia flexuosa*, при накоплении HCO_3^- образуют в своих корнях большие количества малата, что оказывает ингибирующее действие на рост и может привести к повреждению корней. В своем отношении к кальцию растения тоже сильно различаются между собой (рис. 105). Многие крестоцветные и некоторые бобовые поглощают ионы Ca^{2+} в большом количестве и накапливают его в клеточном соке. Напротив, Polygonaceae, Chenopodiaceae, большинство Caryophyllaceae и представители ряда других семейств не переносят больших концентраций растворенного кальция (сдвига соотношения $\text{Ca}^{2+} : \text{K}^+$ в пользу Ca^{2+}). Поэтому они сразу связывают Ca^{2+} в вакуолях в форме оксалата; чем больше они вынуждены поглощать Ca^{2+} , тем больше накапливается оксалата. Представители этих семейств могут удерживаться на известковых почвах только в том случае, если особенности обмена кислот позволяют им осадить достаточное количество оксалата.

Растения засоленных местообитаний

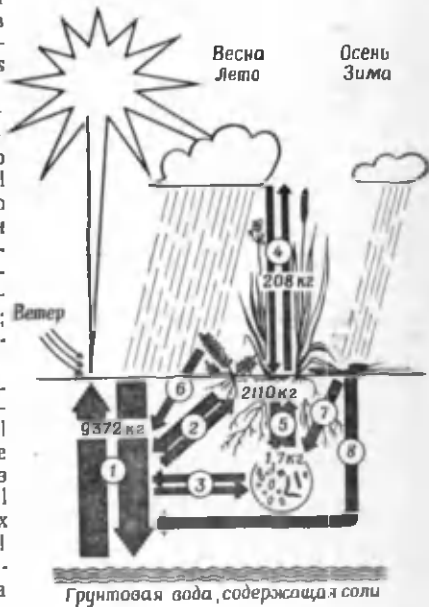
Общий признак всех засоленных местообитаний — это повышенное содержание легко растворимых солей. Моря, соленые озера и соленые пруды — это *водные* засоленные местообитания; на суше засоленные почвы образуются во влажных (гумидных) и сухих (аридных) климатических условиях. В богатых осадками районах возможно засоление почвы в зоне, орошаемой брызгами от прибоя, на дюнах и приморских лугах, а также около проточных вод, соприкасающихся с местами скопления солей. Содержание соли в почве повышается также в результате применения солей для оттаивания снега на улицах. Сильное засоление почвы наступает в сухих областях, где потеря воды путем испарения превышает ежегодное количество поступающих в почву осадков (см. рис. 153). Особенно много солей накапливается в бессточных низинах (соляные впадины) и в местах, где высоко стоит грунтовая вода и производится орошение¹.

Содержание солей остается постоянным только в открытом море. Уже в приливной зоне соленость сильно колеблется, а в наземных засоленных местообитаниях легкоподвижные соли постоянно перемещаются вверх и вниз вместе с передвижением воды в почве. В растительном покрове во время вегетационного периода в результате испарения воды постепенно накапливаются соли, которые после отмирания частей растений снова выщелачиваются из них

¹ Если оно проводится нерационально. — Прим. ред.

осадками и возвращаются в почву. Общая схема оборота солей и их передвижения в галофитном местообитании представлена на рис. 106.

Рис. 106. Круговорот хлористого натрия во влажных климатических условиях в удаленном от моря галофитном местообитании с *Triglochin maritima*, *Juncus gerardi* и *Glaux maritima*. Под самой поверхностью почвы находится горизонт засоленных грунтовых вод; почвенный раствор содержит во время вегетационного периода 1,9% NaCl. 1 — транспорт NaCl в почву — с водой, поднимающейся по капиллярам в результате испарения, и с водой, просачивающейся после выпадения атмосферных осадков; 2 — поглощение NaCl высшими растениями и возврат в почву после отмирания корней; 3 — поглощение NaCl почвенными бактериями и возврат в почву после их отмирания; 4 — распределение и аккумуляция NaCl в надземных частях растений; 5 — поглощение и возврат NaCl бактериями, находящимися в сообществе с галофитами; 6 — вымывание NaCl из живых растений; 7 — поглощение NaCl бактериями при разложении отмерших частей растений; 8 — вымывание NaCl из опада растений и подстилки. Цифрами указаны количества NaCl, кг на 1 га 10-сантиметрового слоя почвы. (Steubing, Dapper, 1964.)



Влияние высоких концентраций солей на растение

Рост растений на засоленных местообитаниях зависит от концентрации и химического состава почвенного раствора. Засоленные почвы во влажных районах содержат преимущественно NaCl. Нейтральные засоленные почвы этого типа встречаются и в сухих областях, однако солончаковые почвы степей и пустынь чаще содержат сульфаты и карбонаты Na, Mg и Ca, имеющие щелочную реакцию. Влияние солей на растения обусловлено осмотическим связыванием воды и специфическим действием ионов на протоплазму.

Осмотическое действие солей. Растворы солей связывают воду, так что она с повышением концентрации солей становится все менее доступной для растений. Например, 0,5%-ный раствор NaCl удерживает воду с силой 4,2 бар, 1%-ный раствор — с силой 8,3 бар, а 3%-ный раствор (концентрация морской воды) с силой 20 бар. Растения могут поглощать воду для собственных потребностей только в том случае, если они присасывают ее с большей си-

лой, чем растворенные соли (подробнее об осмотическом транспорте воды см. стр. 215). Первой предпосылкой для освоения растениями засоленных почв является *осморезистентность*. Она хорошо выражена у тех растений, которые сталкиваются с сильными периодическими изменениями концентрации солей, например у водорослей приливной зоны (рис. 107) и у водорослей, живущих в небольших соленых водоемах. У некоторых из них выработались особые механизмы осморегуляции.

Специфическое действие ионов и солеустойчивость. Если ионы солей вместе с поглощенной водой в высокой концентрации проникают в клетки, то судьбу растения решает устойчивость протоплазмы к действию этих ионов. Избыток Na^+ и Cl^- сильно способствует набуханию и влияет на активность ферментов, связанных с мембранами, что ведет к количественным и качественным изме-

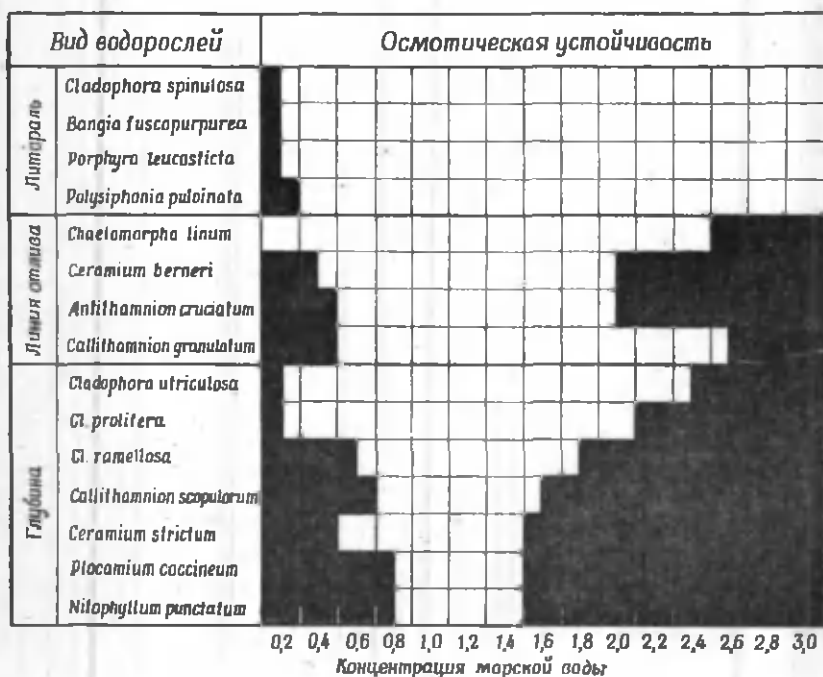


Рис. 107. Чувствительность водорослей с различной глубины моря к осмотическому давлению. Зачерненная часть квадратика соответствует доле водорослей, отмирающих через 24 ч. Концентрации: 0,2 означает 2 части морской воды + 8 частей пресной воды; 3,0 — концентрация морской воды, которая упарена до одной трети ее объема. Водоросли из приливной зоны, в природных условиях подвергающиеся воздействию особенно значительных колебаний концентрации солей, выносятся как гипотоничную, так и гипертоничную среду лучше, чем постоянно увлажняемые водоросли с линии отлива и глубинные водоросли. (Biebl, 1938.)

нениям в энергетическом и конструктивном обмене. Эти изменения проявляются прежде всего в недостаточной выработке энергии при фотофосфорилировании и окислительном фосфорилировании; изменяется также состав аминокислот (накопление пролина) и возникают нарушения в путях белкового обмена, которые приводят к образованию токсичных промежуточных веществ и конечных продуктов (путресцина).

Солеустойчивость — это свойство протоплазмы. Чувствительные к солям протопласты погибают уже в растворах, содержащих 1—1,5% NaCl, а солеустойчивые выносят до 6% и более. Токсичность сульфатов и нитратов несколько меньше ($MgSO_4 < Na_2SO_4 < KNO_3 < MgCl_2 < CaCl_2 < NaCl$). Есть чрезвычайно солеустойчивые организмы. Жгутиковое *Dunaliella salina* (Phytoflagellata) живет в концентрированных растворах соли в солеварнях, у галофильной бактерии *Pseudomonas salinarum* и у дрожжей *Debaryomyces hanseii* ферменты остаются активными даже при концентрациях NaCl 20—24%. Из возделываемых растений относительно солеустойчивы ячмень, сахарная свекла, шпинат, рапс, хлопчатник,

Содержание соли в почве, % сух. веса

0,2

0,35

0,65

	Малая устойчивость				Средняя устойчивость				Высокая устойчивость			
Нормовые растения					Рожь Пшеница Овес	(зеленый корм) Люцерна		Клевер { Ячмень (зеленый корм) } { <i>Dislichlis stricta</i> } { <i>Cynodon dactylon</i> }				
					{ Подсолнечник (семена) }		Рожь (зерно) Пшеница (зерно) Овес (зерно)	Ячмень (зерно)		Сахарная свекла		
Полевые культуры					Кукуруза (зерно)		Хлопчатник					
					Картофель Морковь Лук	Томаты Капуста Латук		Красная свекла				
Овощные					Спаржа Шпинат		Зеленый горошек					
					Огурцы		Инжир					
Плодовые					Яблоня Вишня Персик Абрикос Апельсин Лимон		Маслина					
					Виноград				{ Финиковая пальма }			

2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18
Электрoпроводность, сименс/см (насыщенный экстракт)

Рис. 108. Солеустойчивость различных культурных растений. Указано содержание солей (верхняя шкала), при котором можно ожидать 50%-ной потери урожая. У зерновых культур засоление почвы причиняет больший ущерб приросту зеленой массы, чем урожаю зерна. (По Thorne, Peterson, Stroganov, Kreeb, из Kreeb, 1964.)

виноград, шелковица, гранат, маслина, финиковая пальма, акация, различные сосны. Напротив, пшеница, многие бобовые, морковь, картофель, семечковые плодовые, персик, абрикос и лимон очень чувствительны к солям (рис. 108). Солевыносливость зависит, впрочем, от стадии онтогенеза: ячмень по мере развития становится устойчивее, а кукуруза — чувствительнее. Более устойчивые виды и сорта не только лучше защищены от непосредственного вредного влияния солей, но также их рост и урожайность меньше страдают от засоления почвы (рис. 109). Из аллейных деревьев конский каштан и липы особенно чувствительны к солям, применяемым для оттаивания снега, которые содержат главным образом NaCl. В течение вегетационного периода NaCl накапливается в листьях и верхушках побегов и вызывает некроз краев листьев и преждевременное опадение листьев. Порог токсичности для этих видов — около 1,5% NaCl в сухом веществе. Дубы, платаны и белые акации устойчивее к солям и поэтому более пригодны для озеленения улиц. Но даже малочувствительные к засолению полезные растения не являются выраженными галофитами.

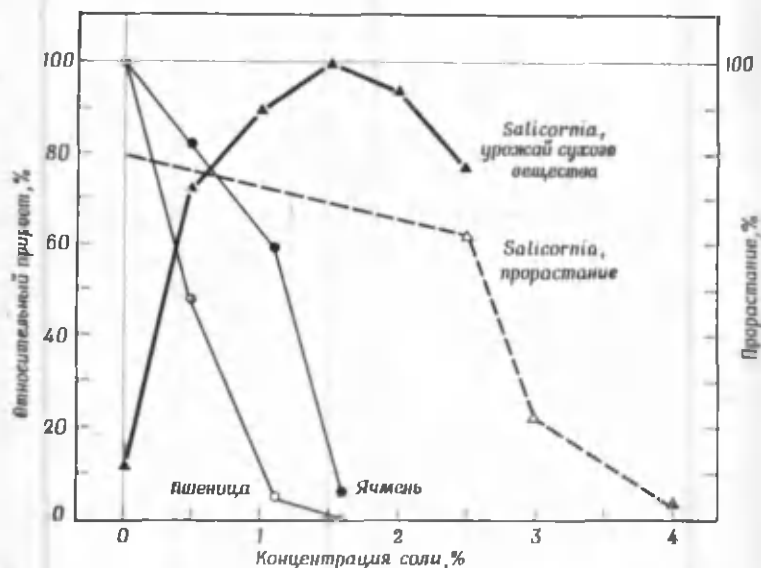


Рис. 109. Прорастание семян и урожай сухой массы галофита *Salicornia herbacea* в зависимости от содержания соли в субстрате и прирост в длину проростков хлебных злаков при засолении почвы. Пшеница особенно чувствительна к засолению, и уже при незначительном содержании солей в почве ее рост бывает сильно угнетен; ячмень даже в чувствительной юношеской фазе выдерживает более высокие концентрации соли. У галофитов прорастание также происходит лучше на субстрате, свободном от солей, однако наибольшее накопление сухого вещества наблюдается при добавлении NaCl и умеренном содержании солей в почве. (По Kreeb, 1959, и по Feekes, Baumeister, Schmidt, из Kreeb, 1965.)

Солевой обмен галофитов

Настоящие галофиты (эугалофиты) по Г. Вальтеру — это растения, обитающие в засоленных местах и накапливающие в своих органах большие количества солей. Это не причиняет им ущерба, а не слишком высокие концентрации солей даже способствуют росту (рис. 109). Однако семена этих растений все-таки лучше прорастают в отсутствие засоления. Физиологические особенности галофитов полностью формируются только в ходе развития. Поэтому засоление особенно угрожает проросткам, тем более что самые верхние слои почвы, с которыми они вначале соприкасаются, больше всего засолены.

Особый признак галофитов — очень сильно повышенное содержание хлоридов и, как правило, избыток натрия по сравнению с калием. Если выращивать галофиты на нормальных садовых почвах, то они предпочтительно поглощают Na^+ и Cl^- . Значит, и на засоленных почвах они не столь уж пассивно насыщаются этими ионами, а аккумулируют их так же, как и другие активно поглощаемые питательные ионы. Особенно склонны к накоплению солей *Chenopodiaceae*. Это позволяет им уравновешивать высокое осмотическое давление почвенного раствора и поглощать воду из почвы даже при сильном засолении, поскольку клеточный сок содержит помимо поглощенных солей и другие осмотически активные вещества, например сахар (рис. 110).

В оптимальном случае галофиты благодаря концентрации соли в клеточном соке в точности компенсируют концентрацию почвенного раствора. Это возможно лишь при условии, если они способны регулировать содержание солей в своих тканях, что может осуществляться путем выделения солей и путем усиленного накопления воды (суккулентность).

Выделение солей. Одна из возможностей регуляции солевого баланса состоит в выделении солей при помощи солевых желез и волосков. Это эпидермальные образования, которые активно выделяют соли и тем самым удерживают в определенных границах их накопление в листьях. Они распространены у различных мангровых растений (например, *Avicennia*), видов *Tamarix*, у *Glaux maritima*, различных *Plumbaginaceae*, *Triglochin* и у таких галофильных злаков, как *Spartina*, *Distichlis* и др.

Галосуккулентность. Так как для действия соли существенно не абсолютное ее количество, а концентрация, постепенное накопление соли в течение вегетационного периода может уравновесиваться тем, что клетки усиленно всасывают также воду и при этом сильно набухают. При этом концентрация соли в клеточном соке остается довольно постоянной. Галосуккулентность обусловлена воздействием хлорид-ионов. Относительно физиологических процессов, которые вызывают растяжение клеток, еще нет ясности.

Галосуккулентность широко распространена среди галофитов — как обитателей сырых солончаковых мест (*Salicornia* и других растений морского побережья из сем. *Chenopodiaceae*, *Laguncularia* из мангровых растений), так и ксерогалофитов из аридных областей, которым свойственны также признаки суккулентов, приспособленных к засухе.

Фильтрация слоев — еще один механизм, с помощью которого растения засоленных местообитаний держат под контролем накоп-

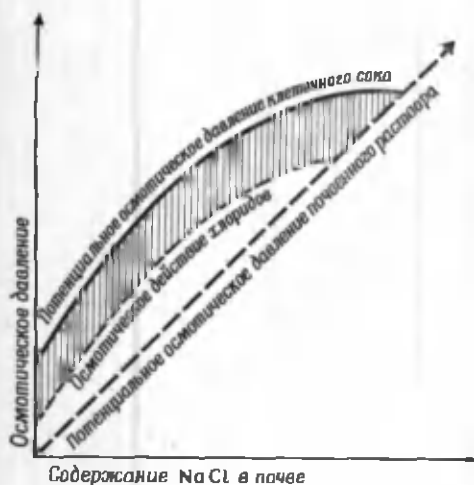


Рис. 110. Схема отношения между осмотической сосущей силой почвы (при увеличивающемся засолении) и осмотической сосущей силой галофитов. С повышением концентрации NaCl в почве соответственно возрастает потенциальное осмотическое давление почвенного раствора. Галофиты уравнивают осмотическое связывание воды почвой, поглощая соль в некотором избытке и накапливая ее в клеточном соке до известного предела (точка пересечения кривой «осмотическое действие хлоридов» с прямой линией). К осмотическому действию аккумулярованной соли добавляется осмотическое действие других компонентов клеточного сока, прежде всего сахаров (осмотическое действие нехлоридов в клеточном соке — заштрихованная область между кривыми). Только при очень высокой концентрации соли в почве галофитам больше не удается компенсировать сосущую силу почвы. (Walter, 1960.)

ление солей в тканях. Некоторые мангровые кустарники (например, *Rhizophora*) путем ультрафильтрации раствора через плазмалемму клеток корневой паренхимы значительно снижают содержание солей в воде, поступающей в проводящие пути.

Удаление солей путем сбрасывания частей растения. Наконец, есть весьма солеустойчивые галофиты (например, *Juncus gerardi* и *J. maritimus*), которые накапливают значительные количества солей в побегах. Более старые листья с высоким содержанием солей преждевременно засыхают и сбрасываются, а тем временем подрастают молодые, способные к поглощению солей листья и верхушки побегов. Это характерно для таких галофильных розеточных растений, как *Plantago maritima*, *Triglochin maritimum* и *Aster tripolium*. Совершенно такую же функцию выполняют пузрычатые волоски некоторых видов *Atriplex* из сухих областей и *Halimione*. Они накапливают в своем клеточном соке хлориды, затем вскоре отмирают и заменяются новыми.

МИНЕРАЛЬНЫЕ ВЕЩЕСТВА В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ И ИХ КРУГОВОРОТ В ЭКОСИСТЕМЕ

Баланс минеральных веществ в растительном покрове

Баланс минеральных веществ и углеродный баланс хорошо согласованы между собой. Поглощение минеральных веществ регулирует прирост растительной массы, а синтез органического вещества поставляет материал, в который включаются минеральные элементы. Поэтому, исходя из уравнения продуктивности (16), можно определить годичное поглощение минеральных веществ растительным покровом, если известны количество и состав золы растительной массы. Из общего количества минеральных веществ M_a , поглощенных в течение года растительностью на единицу площади почвы, часть выделяется в течение того же года в минеральной форме путем рекреции и вымывается атмосферными осадками из надземных органов (M_r), а в растительной массе остается включенное в нее количество минеральных веществ M_i :

$$M_a = M_i + M_r. \quad (21)$$

Минеральные вещества, включенные в растительную массу, в соответствии с уравнением продуктивности (17) распределяются между ежегодным увеличением биомассы ($+\Delta B$) и ежегодными потерями растительной сухой массы с опадом (Op) и в результате отчуждения (K):

$$M_i = \Delta M_B + M_{Op} + M_K. \quad (22)$$

Расчет производят по содержанию в сухом веществе минеральных веществ или по содержанию золы. Так как различные биоэлементы в растении распределяются, фиксируются, накапливаются и выделяются неравномерно и, кроме того, концентрация минеральных веществ зависит от состояния растительности (см. рис. 99 и 100), баланс минеральных веществ для растительного сообщества нельзя определить простым умножением членов уравнения (17) на среднее содержание золы в растительной массе; так же как и при вычислении баланса углерода, здесь надо исходить из величин, полученных для различных органов в различные сроки.

Долю потери минеральных веществ вследствие вымывания и сбрасывания частей растений по отношению к количеству поглощенных питательных веществ можно выразить коэффициентом оборота k_M , введенным Б. Ульрихом:

$$k_M = \frac{M_{Op} + M_r}{M_a}. \quad (23)$$

В одном еловом лесу в ФРГ было в течение года возвращено в почву 93% K, более 80% Ca и Mg и более 70% N и P, погло-

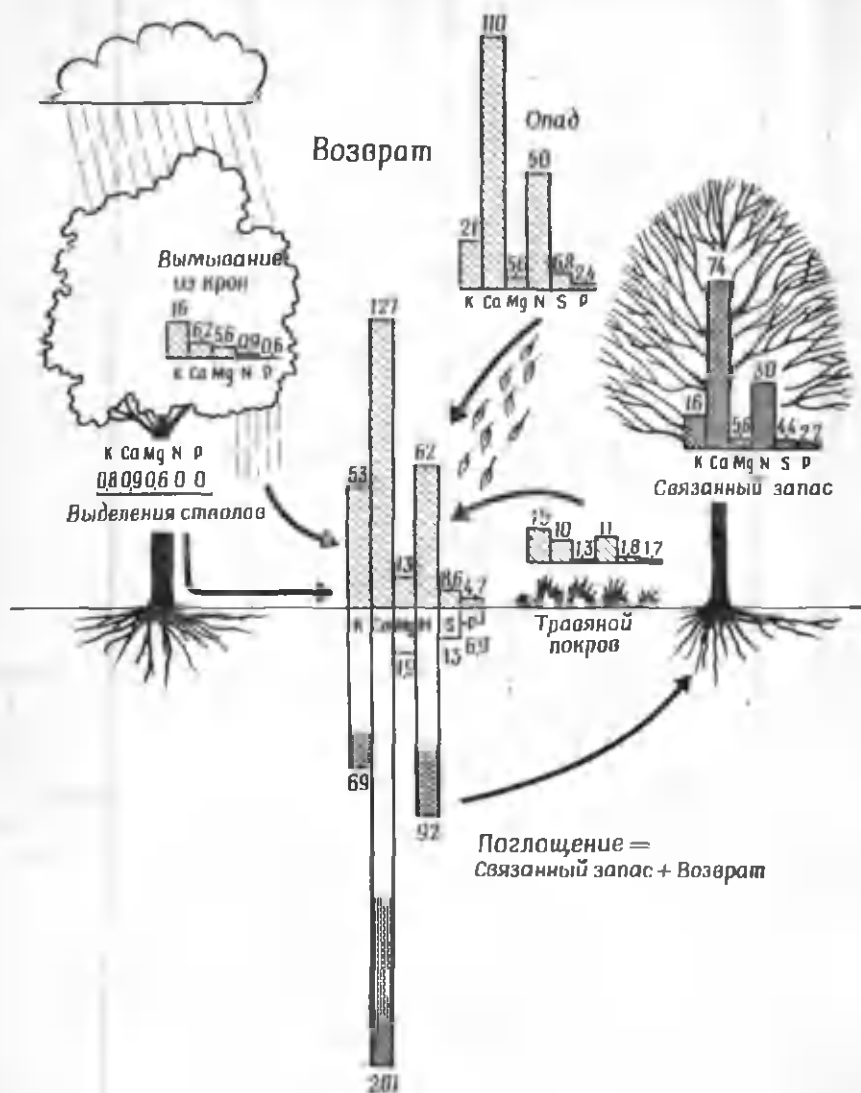


Рис. 111. Круговорот минеральных веществ в смешанном дубово-грабово-буковом лесу в Бельгии. Все величины приведены в килограммах на 1 га в год. Годичное поглощение минеральных веществ древостоем было вычислено путем суммирования запасов, связанных в фитомассе (темная штриховка), и возврата минеральных веществ в почву в результате вымывания из кроны, выделения из стволов и с опадом. Сравните с углеродным обменом этого же древостоя (рис. 76). (Duvigneaud, Denaeayer-de Smet, 1970.)

Таблица 26. Запас минеральных веществ и их оборот в лесах. Все данные о содержании минеральных веществ в кг/га [ср. формулы (21)—(26) в тексте]

	Летнезеленый дубово-буково-грабовый лес с подростом (Бельгия, Вирель), возраст 30—75 лет (Duvigneaud, Denaeuer-de Smet et al., 1969)					Вечнозеленый дубовый лес (<i>Quercus Ilex</i>) (южная Франция, Руке), возраст около 150 лет (Rapp, 1969, 1971)				
Запас фитомассы	156 т сухого вещества на 1 га					304 т сухого вещества на 1 га				
Годовая первичная нетто-продукция	14,4 т сухого вещества на 1 га					7 т сухого вещества на 1 га				
	N	P	K	Ca	Сумма ¹⁾	N	P	K	Ca	Сумма ¹⁾
Запас минеральных веществ в надземной фитомассе	406	32	245	868	1632	763	224	626	3853	5505
Годовая фиксация в приросте (+ ΔM_B)	30	2,2	16	74	127,8	13,2	2,6	8,9	42,7	68,3
Содержание минеральных веществ в годовом опаде (M_{Op})	61	4,1	36	120	228,0	32,8	2,8	16,2	63,9	120,3
Включение минеральных веществ, $M_1 = \Delta M_B + M_{Op}$	91	6,3	52,0	194,0	355,7	46,0	5,4	25,1	106,6	188,6
Вымывание, M_r	0,9	0,6	17,0	7,1	31,8	0,5	0,8	25,7	19,4	48,7
Годовое поглощение минеральных веществ, $M_a = M_1 + M_r$	91,9	6,9	69,0	201,1	387,5	46,5	6,2	50,8	126,0	237,3
Коэффициент оборота $\frac{M_{Op} + M_r}{M_a}$	0,68	0,68	0,77	0,63	0,67	0,72	0,67	0,83	0,66	0,71

¹⁾ Общее количество минеральных элементов в сухом веществе: эта величина больше суммы N, P, K и Ca, так как сюда включены и остальные зольные элементы.

ценных в том же году. Данные для вечнозеленого и летнезеленого лиственного леса приводятся в табл. 26 (см. также рис. 111); калий и здесь оказывается на первом месте, за ним следуют азот и фосфор.

Благодаря тому что большая часть поглощенных минеральных веществ ежегодно возвращается в почву с опадающими листьями, растительный покров выполняет важную роль в круговороте минеральных веществ. Они извлекаются корнями из глубоких почвенных слоев, поднимаются в растении над уровнем почвы, но вскоре возвращаются назад. Таким образом, движение вниз, обусловленное силой тяжести, постоянно прерывается. В особенности деревья благодаря своей обширной корневой системе способны поднимать опустившиеся глубоко в почву питательные соли, которые после разложения подстилки используются также менее глубоко укореняющимися растениями травяного яруса.

Обмен минеральных веществ в наземных экосистемах

Обмен между организмами и почвой

Между организмами экосистемы и почвой существует круговорот минеральных веществ, который в естественных условиях в значительной степени замкнут. Минеральные вещества, поглощаемые растениями, прямым путем или через пищевые цепи возвращаются в почву включенными в органическое вещество, где они минерализуются сапротрофами и сорбируются почвенными коллоидами. Решающей фазой в круговороте минеральных веществ экосистемы является *механизм обратного движения*. Важно то, что органический опад (количество которого возрастает с увеличением продуктивности растительного покрова) остается в экосистеме. Содержащиеся в нем минеральные элементы составляют резерв питательных веществ, который при удалении опада из экосистемы утрачивается. На этом базируется учение об удобрениях; вынос питательных веществ при уборке урожая или сборе подстилки должен возмещаться внесением удобрений в таком количестве, которое по порядку величины соответствовало бы ежегодному отчуждению питательных веществ.

Минерализация и синтез органических веществ не должны отставать друг от друга. Там, где разложение подстилки и гумуса идет слишком медленно, скорость прироста растений в соответствии со скоростью минерализации обычно остается на низком уровне.

При высокой интенсивности минерализации минеральные элементы, включенные в органическое вещество, быстро и в больших количествах высвобождаются и снова вступают в круговорот; первичные продуценты лучше обеспечиваются нужными ионами и мо-

гут создавать большую массу. Значительная продуктивность тропических дождевых лесов обусловлена наряду с другими факторами быстрой оборачиваемостью минеральных веществ. Равномерная благоприятная температура и высокая влажность необычайно способствуют разложению органического вещества микроорганизмами, так что элементы минерального питания лишь недолго остаются в почве связанными в органических соединениях — вскоре они вновь переводятся в доступную для растений минеральную форму. Слишком обильное высвобождение неорганических биоэлементов или пониженное поглощение их растительным покровом (например, после какого-то нарушения ценоза — пожара и т. п.) отрицательно сказывается на обмене минеральных веществ в экосистеме. В минерализованном состоянии эти вещества более доступны для растений, но они также более подвижны в почве и поэтому легче вымываются. Таким образом, фонд минеральных элементов, связанных в органических веществах биомассы и почвы, выполняет важную роль резерва, благодаря которому все компоненты экосистемы застрахованы на случай неблагоприятных внешних воздействий.

Транспорт минеральных веществ в экосистему и из нее

В функциональную систему растения — микроорганизмы — почва регулярно поступают минеральные вещества извне, и в то же время она постоянно теряет их (табл. 27). Поэтому растения зависят не только от микробной минерализации в почве. По срав-

Таблица 27. Поступление и отчуждение минеральных веществ; данные для летнезеленого лиственного смешанного леса (по Likens et al., 1971)

Ион	Поступление в осадках, кг/га	Потеря с дренажной водой, кг/га
Ca ²⁺	2,6	11,2
Mg ²⁺	0,7	2,9
K ⁺	1,1	1,7
Na ⁺	1,5	6,9
NH ₄ ⁺	2,7	0,4
NO ₃ ⁻	16,3	8,7
SO ₄ ²⁻	38,3	48,6
Cl ⁻	5,2	4,9
Al ³⁺	—	1,8
SiO ₂ (в растворе)	—	35,1

нению с короткозамкнутым оборотом минеральных веществ в экосистеме геохимические процессы обмена незначительны, но все же ими нельзя полностью пренебрегать.

Источниками *поступления* минеральных веществ в экосистему служат подстилающая порода, вода и воздух; на сельскохозяйственных землях к этому добавляется еще удобрение. Благодаря выветриванию в почву и в растения постоянно поступают трудно поддающиеся оценке, но, несомненно, значительные количества минеральных веществ. В неразвитых почвах выветривание в основном покрывает потребность растений в питательных веществах. С грунтовой водой и водой, поднимающейся по капиллярам, минеральные вещества могут перемещаться в корневую зону. Вода атмосферных осадков приносит на поверхность растений и в почву неорганические вещества, содержащиеся в атмосфере в форме газов (SO_2 , окислы азота, NH_3), пыли, тумана или аэрозоля. Растения улавливают эти вещества также и непосредственно из воздуха. Ежегодное поступление минеральных веществ (прежде всего Cl, Na, Ca, S, K, Mg и N) из атмосферы в Европе оценивается в 25—75 кг/га.

Потеря минеральных веществ экосистемой происходит отчасти через атмосферу (ветровая эрозия), но прежде всего в результате просачивания и стока воды. Растворенные ионы могут в другом месте опять поглощаться какой-либо наземной экосистемой, однако в конце концов основная масса выщелоченных питательных солей попадает во внутренние водоемы и в Мировой океан.

Баланс минеральных веществ у растений в водных экосистемах

Снабжение минеральными веществами и первичная продуктивность

Снабжение фитопланктона минеральными веществами является (наряду со световым режимом) важнейшим фактором, лимитирующим продуктивность водоемов. Первичная продукция автотрофных планктонных организмов возможна только в относительно узком, достаточно освещенном эвфотическом слое, который при быстром размножении фитопланктона заметно беднеет минеральными веществами, особенно азотом, фосфором и кремнием. Азот и фосфор содержатся в пресной и морской воде только в виде следов (см. табл. 23). Вначале планктонным водорослям хватает и этого благодаря их большой способности к концентрированию минеральных веществ. Водоросли могут накопить такой значительный запас фосфатов, что его будет достаточно для конструктивного и энергетического обмена нескольких последующих поколений.

Период наибольшей продуктивности в водоемах с сезонной стратификацией (см. стр. 37) наступает всегда весной, когда вы-

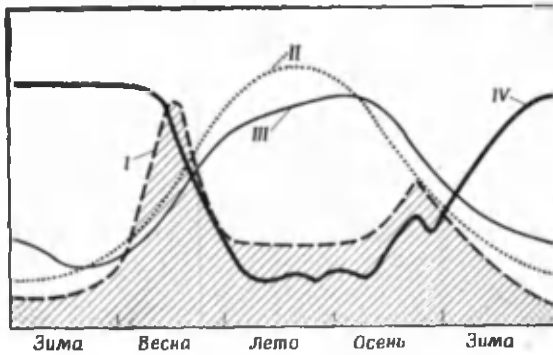


Рис. 112. Схема сезонных изменений массы диатомовых водорослей (I, заштрихованная область) в зависимости от солнечной радиации (II), температуры (III) и концентрации минеральных веществ (IV) в поверхностных слоях морской воды. Весной с увеличением радиации и прогреванием воды продукция массы фитопланктона благодаря обилию питательных веществ резко возрастает. При этом питательные вещества быстро потребляются, что приводит вскоре к понижению продуктивности. Тем временем сильно размножается зоопланктон; вследствие выедания и оседания планктонных водорослей летом биомасса популяции диатомовых уменьшается. Поздней осенью и зимой минеральные питательные вещества перемещаются вверх из более глубоких слоев воды, однако в это время слишком холодно и темно для образования большой массы фитопланктона. (По Odum, 1959, из Tait, 1971.)

сокое стояние солнца и более длинный день повышают эффективность фотосинтеза и когда концентрация питательных веществ благодаря предшествующему перемешиванию воды становится оптимальной (рис. 112). В это время начинается весеннее цветение воды. Нарастающая популяция быстро использует запас питательных веществ, который уже не пополняется в достаточной мере, так как образовался термоклин и поэтому минеральные вещества из глубины не попадают в эвфотическую зону.

Летом плотность популяции фитопланктона уменьшается, главным образом из-за малой скорости размножения и в результате интенсивного поедания консументами, численность которых к этому времени возрастает. Только осенью, с началом циркуляции воды продуктивность фитопланктона (а вместе с тем и его количество) опять несколько возрастает, прежде чем снова упасть из-за недостатка света до низкого зимнего уровня.

Эвтрофикация и ее последствия

Там, где благодаря притоку с суши минеральные соли поступают в поверхностный слой воды, и в тех местах океана, где на поверхность выходит богатая питательными веществами глубин-

ная вода, образуются эвтрофные, т. е. удобренные, водные пространства с очень быстрым накоплением органического вещества. В реках и озерах из-за обильного притока богатых нитратами и фосфатами сточных вод возможно даже «переудобрение», которое приводит к опасному нарушению общего обмена веществ в экосистеме. Массовое развитие планктонных организмов влечет за собой чрезмерное образование органического отпада и соответственное размножение аэробных сапротрофов, которые извлекают из глубинной воды столько кислорода, что эта зона водоема становится непригодной для жизни рыб и других организмов с высокой потребностью в кислороде. В этом случае биоценоз такой зоны изменяется коренным образом в пользу форм, которые могут жить при самом малом парциальном давлении кислорода или способны к анаэробному. Но и в эвфотической зоне повышенное поступление питательных веществ вызывает прямо (прежде всего в случае первичных продуцентов) и косвенно (в случае консументов) изменения в качественном и количественном составе биоценоза и в биологической активности организмов.

В реках водные растения могут непосредственно повреждаться сточными водами, содержащими большие количества нитратов и фосфатов (табл. 28). Если чувствительность таких растений к повышенным концентрациям минеральных веществ была определена экспериментально, то их можно использовать в качестве растений-индикаторов и по их распространению судить о степени чистоты или соответственно загрязнения реки.

Таблица 28. Распространение цветковых растений в реке Моозах (Бавария) в зависимости от концентрации аммония и фосфата (по Kohler, 1971)

	Верхнее течение	Средняя зона	Нижнее течение
Растения-индикаторы	<i>Potamogeton coloratus</i> ¹⁾ <i>Juncus subnodulosus</i>	<i>Potamogeton densus</i> <i>Hippuris vulgaris</i>	<i>Potamogeton pectinatis</i> <i>Potamogeton crispus</i> <i>Elodea canadensis</i> <i>Ranunculus fluitans</i> <i>Callitriche obtusangula</i>
Среднее содержание NH_4^+ в воде, мг/л	0,03	0,09	0,28
Среднее содержание PO_4^{3-} в воде, мг/л	0,04	0,07	0,45

1) В эксперименте это растение повреждается при концентрации NH_4^+ более 10 мг/л.

Круговороты минеральных веществ в стоячих водоемах

Стратификация плотности и связанное с нею неполное перемешивание воды в течение большей части года в озерах и морях приводят к образованию отдельных пространств с более или менее самостоятельными круговоротами веществ. Включение минеральных элементов в органическое вещество происходит главным образом в поверхностных слоях воды, а реминерализация — в глубинных водах и на дне. Возвращение неорганических продуктов разложения в поверхностную зону затруднено, минеральные веществ-

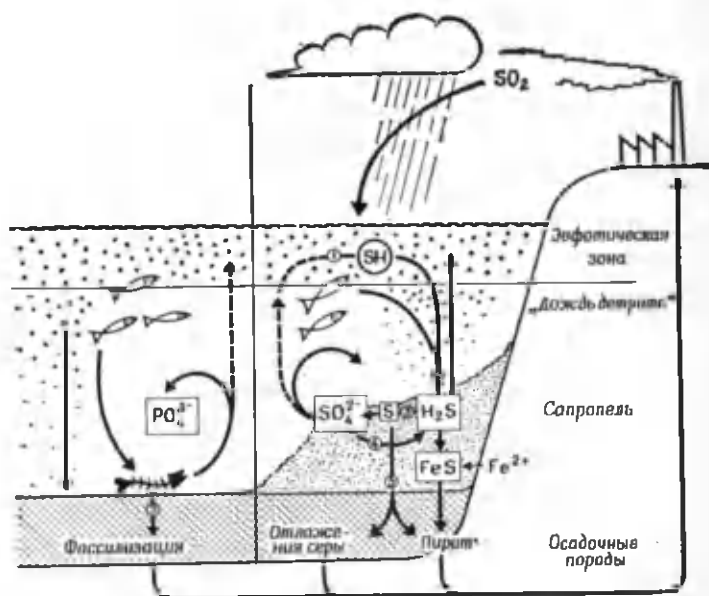


Рис. 113. Круговорот фосфора и серы в экосистеме водоема.

Круговорот фосфора. В звфотической зоне фосфат включается в органическое вещество. Через пищевые цепи и с оседающим планктоном («дождь детрита») фосфор, включенный в органическое вещество, попадает в более глубокие слои воды, которые лишь частично перемешиваются с поверхностными. Часть осадков оказывается захороненной на дне водоема и откладывается на геологические времена. (По Duvigneaud, 1967.)

Круговорот серы. Этот круговорот более сложен, чем круговорот фосфора, так как он включает различные микробиологические превращения веществ. 1 — ассимиляционное восстановление сульфатов и включение серы в органические соединения; 2 — опад и гниение серусодержащих органических веществ; 3 — аэробное микробиологическое окисление H_2S фотоавтотрофными и хемоавтотрофными бактериями; 4 — анаэробное диссимиляционное восстановление сульфатов десульфифицирующими бактериями; 5 — отложение элементарной серы и неорганических соединений серы. Благодаря использованию серусодержащих отложений и ископаемого горючего (угля и нефти) сера попадает в форме SO_2 в воздух, откуда возвращается с атмосферными осадками в почву и в водоемы. (Odum, 1959.)

на накапливаются в глубине и частично образуют там твердые отложения (карбонаты, силикаты и фосфаты, главным образом кальция). Эти минеральные вещества на геологические времена исключаются из циркуляции, и в таких случаях говорят о биогеохимическом круговороте *седиментационного типа*. Примерами могут служить круговороты фосфора и серы (рис. 113).

Круговорот фосфора

Фосфор, поглощенный первичными продуцентами, через пищевую цепь или с опускающимися вниз планктонными водорослями попадает в темную глубинную зону и на дно водоема. Там планктонные водоросли и трупы животных разлагаются. Фосфат, включенный в скелетные структуры животных, расщепляется очень медленно и образует донные отложения. Остальной высвобождаемый фосфат частично соединяется с катионами (кальция, железа и другими) и связывается путем адсорбции, а часть остается растворенной в глубинных водах, с которыми выносятся на поверхность в результате периодической циркуляции.

Круговорот серы

Круговорот серы в водоемах тоже происходит по седиментационному типу, но наличие нескольких ступеней валентности и окисленности серы, так же как и в случае азота, создает более широкие возможности для участия бактерий. Это приводит к полной минерализации органических остатков (даже в неблагоприятных условиях) и к более быстрому обратному переводу серы в усвояемую для растений форму. При распаде белка образуется сероводород, который служит пурпурным бактериям (*Thiorhodaceae*) донором водорода для их фотосинтеза, а бактериям, окисляющим серу, — субстратом для хемосинтеза. Хемоавтотрофные бактерии (например, *Beggiatoa*) окисляют H_2S до элементарной серы и далее до иона SO_4^{2-} , который переходит в раствор, распределяется в воде и поглощается зелеными растениями. Кроме того, сульфат служит источником кислорода для дыхания десульфификаторов. Эти бактерии живут в бедном O_2 сапропеле на дне озер и разлагают там органические остатки, т. е. играют роль минерализаторов в среде, в которой могут существовать только очень немногие организмы. В восстановительных условиях сапропеля накапливается сероводород, который улетучивается или реагирует с железом, образуя пирит (FeS_2). Благодаря этому сера на длительное время выходит из круговорота. Кроме того, сера откладывается в элементарной форме и в неминерализованных органических остатках. Содержащаяся в отложениях сера снова поступает в циркуляцию в случае извлечения из недр руды, угля и нефти. При переработке

руд и сжигании ископаемого топлива сера попадает в атмосферу вместо почвы или гидросферы. Таким образом, человек направляет круговорот серы по неверному пути, что причиняет вред, так как сера не возвращается в ту зону окружающей среды, из которой была извлечена.

ТОКСИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ ЗАГРЯЗНЕНИЙ ВОЗДУХА

Двуокись серы, окислы азота, галогеноводороды, аммиак и другие вредные вещества проникают из воздуха в растения в результате газообмена, а также с дождем и при осаждении тумана и пыли на поверхности побегов.

После поглощения ядовитых веществ из воздуха (иммиссия вредных веществ) у цветковых растений при воздействии высоких

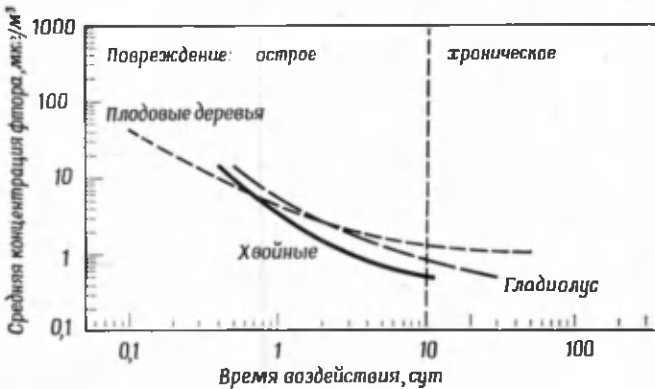


Рис. 114. Влияние концентрации фтора и продолжительности его воздействия при остром и хроническом повреждении растений. (По McCune, из Keller, 1975.)

концентраций (например, свыше 0,0001 об. % SO_2 или 0,00001 об. % HF) уже через короткое время происходит отмирание участков листа. Однако чаще, чем эти острые реакции, развивается хроническое повреждение при длительном воздействии более низких концентраций (0,000005—0,00002 об. % SO_2 или 0,0000001—0,0000002 об. % HF). Токсическое действие зависит от дозы, т. е. от произведения концентрации вредного вещества на длительность его воздействия (рис. 114). Вначале повреждение еще внешне не проявляется, но уже можно бывает обнаружить химические, биохимические, структурные и функциональные изменения. Признаками для ранней диагностики начинающегося или уже наступившего иммиссионного повреждения могут быть: аккумуляция вредных веществ в растении, сдвиги pH на поверхности побегов и в тканях, пониженная или, наоборот, повышенная активность определен-

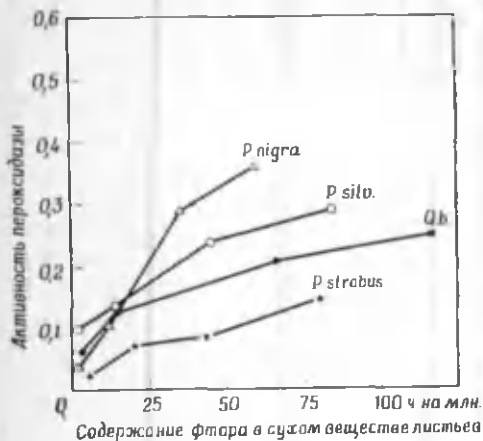


Рис. 115. Активность пероксидазы в хвое *Pinus nigra*, *P. sylvestris* и *P. strobus* и в листьях *Quercus borealis* в зависимости от содержания в них фтора (на единицу сухого веса). Активность пероксидазы определяли колориметрически через 2 мин после добавления к вытяжке ткани *l*-фенилендиамина и перекиси водорода. (Keller, 1974.)

ных ферментов (например, ингибирование енолазы и повышение активности пероксидазы при нагрузке HF; рис. 115), распад хлорофилла, депрессия фотосинтеза, изменения в белковом обмене и во вторичном метаболизме, нарушения роста, снижение урожая и, наконец, изменения проницаемости и паралич замыкающих клеток (рис. 116).

У деревьев нарушается механизм всасывания воды, а вместе с ним и весь водный режим, листья опадают, верхушечные побеги засыхают. При менее сильном повреждении деревья не погибают, но их продуктивность и прирост заметно снижаются. Рост побегов иммиссионно-поврежденных деревьев замедляется, годовичные

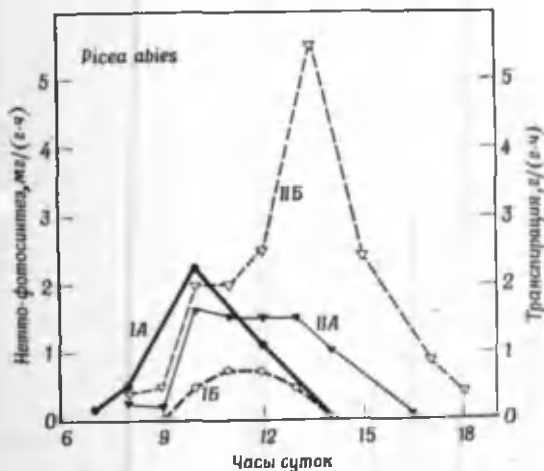


Рис. 116. Дневной ход нетто-фотосинтеза (I) и транспирации (II) у здоровой ели (A) и у ели, поврежденной SO_2 (B). Отравление SO_2 вызывает в данном случае открытие устьиц (т. е. повышенную транспирацию) при одновременном повреждении ассимиляционной паренхимы (понижение фотосинтеза); однако встречаются и реакции иного типа (см. Halbwachts, 1971.) (По Koch, из Keller, 1971b.)

(по Garber, 1967; Guderian, 1967; Berge, 1970; Kleeб, 1974; Dässler, 1976)

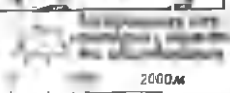
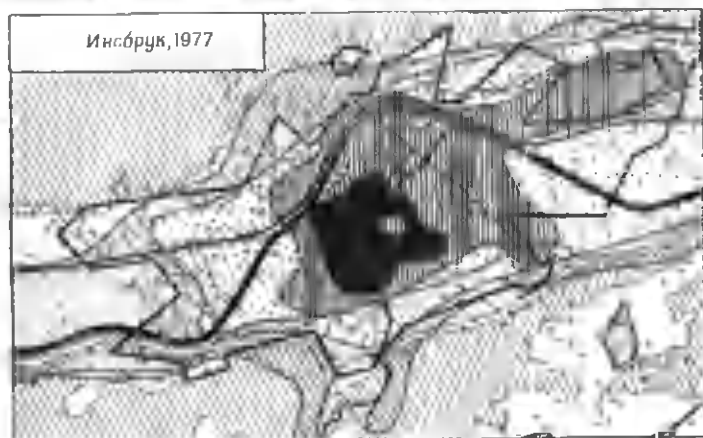
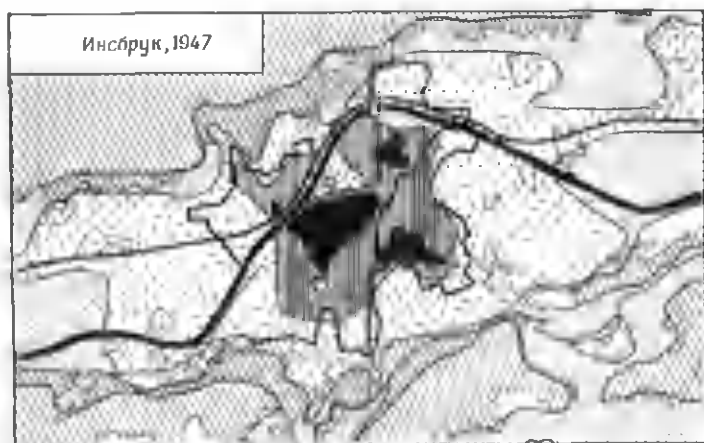
Чувствительность	SO ₂		HF		HCl	NH ₃	Окислы азота, пероксиацетилнитрат, озон
	острое воздействие	хроническое воздействие	острое воздействие	хроническое воздействие			
Очень чувствительны	<i>Picea abies</i> <i>Pinus sylvestris</i> <i>Larix decidua</i> Люцерна, люпин Клевер, фасоль Салат Шпинат Редис Ячмень Циннии Хлопчатник	<i>Abies alba</i> <i>Picea abies</i> <i>Pinus sylvestris</i> <i>Pinus strobus</i> <i>Cedrus atlantica</i> Люцерна Люпин Клевер	<i>Larix decidua</i> <i>Picea abies</i> <i>Pinus sylvestris</i> <i>Juglans regia</i> <i>Berberis vulgaris</i> <i>Vitis vinifera</i> Рододендрон, гладиолусы, тюльпаны Нарциссы Кукуруза <i>Festuca pratensis</i>	<i>Prunus domestica</i> <i>Prunus armeniaca</i> <i>Juglans regia</i> <i>Vitis vinifera</i> Петрушка <i>Allium cepa</i> Гладиолусы Тюльпаны Шафран	<i>Picea abies</i> <i>Carpinus betulus</i> <i>Alnus</i> spp. <i>Betula pendula</i> <i>Fragaria vesca</i>	<i>Pinus strobus</i> <i>Carpinus betulus</i> <i>Alnus</i> spp. <i>Juglans regia</i> <i>Aesculus hippocastanum</i> Томаты	Папоротники <i>Syringa vulgaris</i> <i>Nicotiana glauca</i> Шпинат Фасоль Петунии Астры Фуксии Овес
Чувствительны	<i>Pinus strobus</i> <i>Picea pungens</i> <i>Carpinus betulus</i> <i>Tilia</i> spp. <i>Sorbus aucuparia</i> <i>Fraxinus excelsior</i> <i>Populus</i> spp. <i>Salix</i> spp. <i>Fagus sylvatica</i> Горох, вика	<i>Larix decidua</i> <i>Carpinus betulus</i> <i>Tilia</i> spp. <i>Sorbus aucuparia</i>	<i>Taxus baccata</i> <i>Picea pungens</i> <i>Pinus nigra</i> <i>Pinus strobus</i> <i>Carpinus betulus</i> <i>Castanea sativa</i> <i>Alnus incana</i> <i>Tilia cordata</i> <i>Rubus idaeus</i>	<i>Pyrus communis</i> <i>Prunus avium</i> <i>Corylus avellana</i> <i>Allium porrum</i> Гвоздики Бегонии Розы Люцерна	<i>Larix decidua</i> <i>Pinus sylvestris</i> <i>Juniperus communis</i> <i>Quercus robur</i> <i>Fagus sylvatica</i> <i>Acer platanoides</i>	<i>Taxus baccata</i> <i>Thuja occidentalis</i> <i>Larix decidua</i> <i>Picea abies</i> <i>Pinus sylvestris</i> <i>Fagus sylvatica</i> <i>Acer pseudoplatanus</i> <i>Fraxinus excelsior</i> <i>Syringa vulgaris</i> <i>Rosa rugosa</i>	
Очень устойчивы	<i>Thuja</i> , <i>Citrus</i> <i>Juniperus</i> spp. <i>Taxus baccata</i> <i>Quercus</i> spp. <i>Acer negundo</i> <i>Platanus acerifolia</i> <i>Sambucus nigra</i> Пап, лук Кукуруза <i>Lolium multiflorum</i>	<i>Picea pungens</i> <i>Pinus nigra</i> <i>Pinus montana</i>	<i>Chamaecyparis</i> <i>Acer</i> spp. <i>Evonymus europaea</i> <i>Quercus robur</i> <i>Sambucus racemosa</i> <i>Forsythia intermedia</i> <i>Rosa rugosa</i> Томаты, спаржа Пшеница Подсолнечник	<i>Prunus cerasus</i> <i>Apium graveolens</i> <i>Brassica</i> spp. <i>Phaseolus vulgaris</i> <i>Beta vulgaris</i> <i>Pragaria vesca</i> Георгины	<i>Thuja plicata</i> <i>Chamaecyparis</i> <i>Picea pungens</i> <i>Pinus nigra</i> <i>Populus tremula</i> <i>Robinia pseudacacia</i>	<i>Chamaecyparis</i> <i>Pinus nigra</i> <i>Quercus robur</i> <i>Robinia pseudacacia</i> <i>Acer</i> spp. <i>Forsythia intermedia</i>	Камелия Капуста Тыква Земляника Лук Лилии Нарциссы Кактусы



Hydrogynia physodes



Xanthoria parietina



кольца в древесине становятся заметно более узкими. В целом картина повреждения при иммиссии многообразна и довольно неспецифична — одно и то же вредное вещество вызывает у разных растений совершенно различные эффекты, а один и тот же симптом может быть вызван различными веществами; часто возникают лишь отдельные, а не все возможные эффекты.

Разные виды растений неодинаково чувствительны к вредным газам. Из травянистых растений особенно сильно повреждается SO_2 клевер. Некоторые сорта тюльпанов и гладиолусов настолько чувствительны к HF , что их можно использовать в качестве биоиндикаторов повреждающих концентраций вредных газов. Наряду с этими высокочувствительными растениями в качестве биоиндикаторов могут быть пригодны и иммиссионноустойчивые растения, так как они благодаря своей большой выносливости способны накапливать вредное вещество в значительном количестве (аккумулярующие индикаторы).

Различия в иммиссионной устойчивости есть и у деревянистых растений (табл. 29). Изучение их устойчивости имеет практическое значение в связи с посадками в промышленных районах и густонаселенных местах, когда приходится учитывать возможную угрозу повреждения. Эта опасность больше в случае вечнозеленых деревьев, листва которых весь год подвергается вредным воздействиям, особенно во время зимнего отопительного сезона с повышенным выбросом SO_2 .

Чрезвычайно чувствительны к SO_2 мхи, лишайники и некоторые фитопатогенные грибы (*Rhytisma acerinum*, *Diplocarpon rosae*), к HF и HCl — тоже некоторые мхи (виды *Funaria*, *Frullania* и *Marchantia*) и лишайники. Из лишайников наиболее чувствительны, как правило, студенистые и листоватые формы, несколько меньше кустистые и особенно накипные (табл. 30).

Уже одна сотая той концентрации SO_2 , которая вредна для высших растений, вызывает у лишайников нарушение дыхания,

Рис. 117. Распространение чувствительного к иммиссии лишайника *Hypogymnia physodes* и устойчивого лишайника *Xanthoria parietina* в районе Инсбрука и оценка иммиссионной нагрузки в 1947 и 1977 гг. по лишайниковому покрову. По сравнению с другими методами картирование лишайников имеет то преимущество, что позволяет учитывать кумулятивное действие длительных нагрузок, а также производить сравнение через большие промежутки времени. Зона I в Инсбруке: ненарушенный, пышно разросшийся и богатый видами покров лишайников на деревьях. Зона II: обильный лишайниковый покров, однако сдвиги в видовом составе уже указывают на незначительную нагрузку. Зона III: преобладают нейтрофильные коровые лишайники и *Xanthoria parietina*; лишайниковый покров еще обилен. Зона IV: бедная видами лишайниковая растительность с низкой степенью покрытия, листовые лишайники скудно развиты и частично деформированы. Зона V: на деревьях лишайников уже почти нет, только на стенах еще остаются накипные лишайники (виды *Lecanora*, *Caloplaca* и *Verrucaria*). (Beschel, 1958; Delmarko, 1977.)

Таблица 30. Чувствительность лишайников и мхов к загрязнению воздуха SO_2 (по Dässler, Ranft, 1969; Türk, Wirth, Lange, 1974; Türk, Wirth, 1975)

Чувствительность	Лишайники	Мхи
Очень чувствительны	<i>Parmelia furfuracea</i> <i>P. caparata</i> <i>P. stenophylla</i> <i>Lobaria pulmonaria</i> <i>Ramalina farinacea</i> <i>Evernia prunastri</i>	<i>Mnium undulatum</i> <i>Grimmia pulvinata</i> <i>Polytrichum commune</i> <i>P. juniperinum</i> <i>Sphagnum</i> spp.
Чувствительны	<i>Parmelia saxatilis</i> <i>Hypogymnia physodes</i> <i>Cladonia alpicornis</i> <i>C. arbuscula</i> <i>C. rangiferina</i> <i>Cetraria islandica</i>	<i>Plagiothecium undulatum</i> <i>Hypnum cupressiforme</i> <i>Hylocomium splendens</i> <i>Dicranum scoparium</i> <i>Atrichum undulatum</i>
Устойчивы	<i>Parmelia scortea</i> <i>Lecanora varia</i> <i>Xanthoria parietina</i> <i>Rhizocarpon geographicum</i> <i>Umbilicaria</i> spp.	<i>Pohlia nutans</i> <i>Dicranella heteromalla</i> <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> <i>Ctenidium molluscum</i>

разрушение хлорофилла и угнетение роста. Повреждение лишайников, выставленных вместе с кусочками коры, на которой они выросли (лишайниковых эксплантатов), и состав естественной флоры лишайников на деревьях и камнях позволяют сделать вывод о длительном загрязнении воздуха SO_2 в данном месте. В зоне максимального загрязнения лишайники не выживают — образуется «лишайниковая пустыня». По мере удаления от источников SO_2 появляются устойчивые накипные лишайники, еще дальше — богатые видами сообщества лишайников, и только в чистой зоне опять можно увидеть лишайниковый покров на стволах деревьев и на скалах в полном изобилии (рис. 117).

ВОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ

Жизнь возникла в воде, и все живое связано с водой. Биохимические процессы протекают в водной среде. Только в насыщенном водой состоянии протоплазма проявляет жизнедеятельность; если же она высыхает, то она гибнет или в лучшем случае переходит в состояние анабиоза.

Большую часть массы растения составляет вода. Протоплазма содержит в среднем 85—90% воды, и даже такие богатые липоидами клеточные органеллы, как хлоропласты и митохондрии, содержат все же 50% воды. Особенно богаты водой плоды (85—95% сырого веса), мягкая листва (80—90%) и корни (70—95%). Сырая древесина содержит около 50% воды. Наиболее бедны водой зрелые семена (чаще всего 10—15%); некоторые маслянистые семена содержат всего лишь 5—7% воды.

Основные типы водного обмена в мире растений

У наземных растений, которые находятся в воздушной среде и постоянно испаряют воду, *уравновешенный* водный баланс является предпосылкой нормального протекания жизненных процессов. По приспособленности к кратковременным колебаниям условий водоснабжения и испарения Г. Вальтер различает наземные растения с непостоянным содержанием воды в тканях (*пойкилогидрические*) и растения, способные поддерживать относительное постоянство гидратации тканей (*гомойогидрические*).

Пойкилогидрические растения

Пойкилогидрические растения, подобно безжизненным белковым гелям, в значительной мере уравнивают внутреннее содержание воды с влажностью окружающей среды (организация набухающих тел; рис. 118). Бактерии, сине-зеленые водоросли, низшие зеленые водоросли из порядка *Protococcales*, грибы и лишайники обладают мелкими клетками без центральной вакуоли, которые при высыхании очень равномерно сжимаются без необратимых изменений ультраструктуры протоплазмы и, таким образом, без потери жизнеспособности. По мере снижения содержания воды различные жизненные функции, например фотосинтез и дыхание, ослабевают (см. стр. 89). Когда эти растения снова набухают,

у них возобновляются нормальные метаболические процессы и рост. Пойкилогидрические растения всегда имеют преимущество там, где короткие периоды увлажнения часто чередуются с сухостью. Минимальная влажность, при которой возможна активная жизнедеятельность, у разных видов различна; она имеет решающее значение для распространения того или иного вида. Почвен-

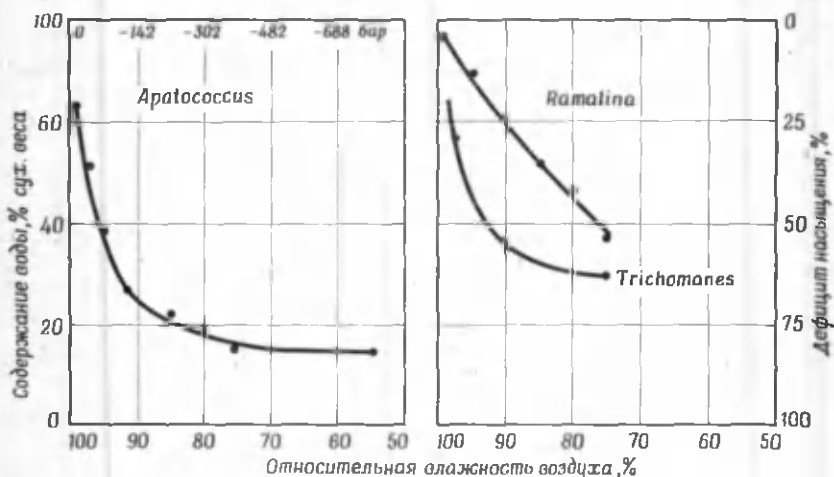


Рис. 118. Содержание воды в наземной водоросли *Apatococcus lobatus*, лишайнике *Ramalina maciformis* и растении *Trichomanes radicans* (Нуменофиллацеае) после достижения равновесия с воздухом при его различной влажности. (Härtel, 1940; Bertsch, 1966; Lange, 1969.)

ные бактерии и грибы активны, как правило, только при относительной влажности воздуха (ОВВ) выше 96%; у многих плесневых грибов прорастание спор и рост возможны при ОВВ от 75 до 85%, но есть и такие грибы, которые начинают расти уже при ОВВ 60% (например, виды *Xeromyces*).

Кроме таллофитов, пойкилогидрический образ жизни встречается также у мхов сухих местообитаний, у некоторых споровых сосудистых растений и у очень немногих покрытосеменных. Пыльцевые зерна и зародыши в семенах тоже пойкилогидричны.

Гомойогидрические растения

Гомойогидрические растения ведут свое начало от зеленых водорослей с вакуолизированными клетками. Крупная центральная вакуоль является общим признаком всех гомойогидрических растений. Благодаря внутренней водной среде протоплазма становится

менее зависимой от изменчивых внешних условий, степень насыщения клетки водой стабилизируется запасом воды в вакуоли. Однако клетка с крупной вакуолью утрачивает способность к высыханию, поэтому предшественники наземных гомойогидрических растений встречаются у самой поверхности сырой почвы и в других постоянно влажных местообитаниях (рис. 119). Только благодаря тому, что поверхность побегов покрыта непроницаемой кутикулой, препятствующей испарению, а транспирация регулируется устьичным аппаратом, растения при участии сильно развитой корневой системы так хорошо контролируют свой водный баланс, что протоплазма может поддерживать нормальную активность и при резких изменениях влажности окружающей среды. Выработка этих механизмов обеспечила высокую продуктивность, приведшую к формированию на обширных территориях сомкнутого растительного покрова и к массовому развитию растительности на суше.

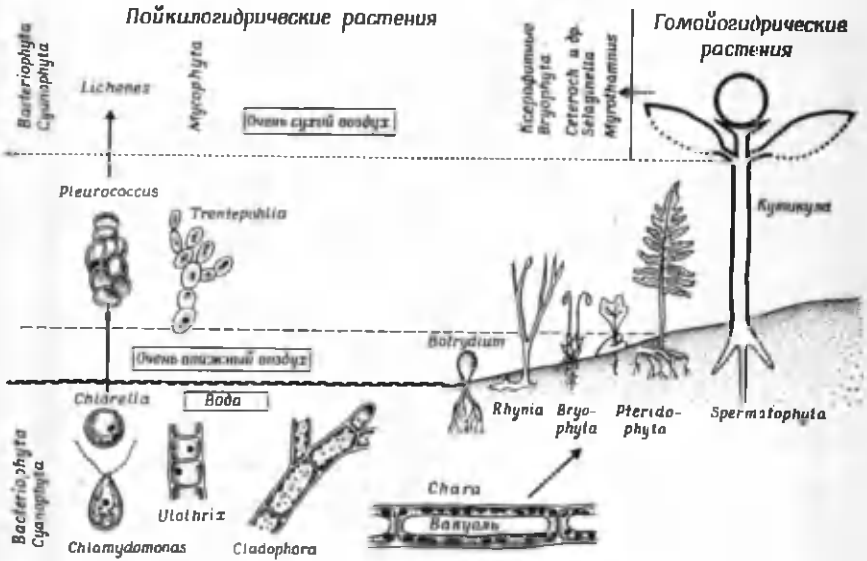


Рис. 119. Приспособление водного обмена растений к наземному образу жизни. Слева направо: переход от обитающих в воде низших водорослей с клетками без вакуолей к первичным пойкилогидрическим наземным водорослям; образование вакуолей у водных зеленых и харовых водорослей; переход от имеющих вакуоли таллофитов к гомойогидрическим кормофитам (распространение мхов-гигрофитов еще ограничено местообитаниями с высокой влажностью воздуха, в сухих местообитаниях мхи становятся вторично пойкилогидрическими; среди папоротников и покрытосеменных (но не среди голосеменных) также имеются вторично пойкилогидрические формы. Большинство листостебельных растений гомойогидричны благодаря наличию у них кутикулярной защиты от транспирации и сильной вакуолизации их клеток. (Walter, 1967.)

ВОДНЫЙ РЕЖИМ КЛЕТКИ

ВОДА В КЛЕТКЕ

Вода в клетке существует в форме *конституционной*, химически связанной воды, в форме *гидратационной* воды, которая образует слои вокруг ионов, растворенных органических веществ и макромолекул и проникает в промежутки между ультраструктурами протоплазмы и клеточной стенки, в форме *резервной* воды, заполняющей водосборные полости в клеточных компартаментах и вакуоли, и в форме *интерстициальной* воды, которая выполняет транспортные функции в межклетниках и в проводящих путях — сосудах и ситовидных трубах.

Гидратационная вода

Благодаря своему дипольному характеру молекулы воды как бы прилипают друг к другу и к заряженным поверхностям, образуя лабильные молекулярные агрегаты (структурированная вода). Сильно заряженные ионы, сравнимые по величине с молекулами воды, связывают ее тем прочнее, чем больше заряд и чем меньше радиус иона. Ион натрия с таким же зарядом, но с поверхностью в два раза меньшей, чем у иона калия, обладает вдвое большей плотностью заряда и соответственно имеет почти в четыре раза более толстую водную оболочку. На самой поверхности иона молекулы воды сильно притягиваются электростатическим полем иона и почти неподвижны. Совершенно такие же отношения существуют на поверхности белковых молекул и полисахаридов. Молекулы воды притягиваются к полярным группам (гидроксильным, карбоксильным и аминок группам) и образуют несколько слоев структурированной воды, которые становятся все более лабильными по направлению от центра к периферии.

Коллоидно-связанная гидратационная вода составляет только 5—10% всей внутриклеточной воды, однако она безусловно необходима для жизни клетки. Даже незначительное уменьшение содержания гидратационной воды приводит к серьезному повреждению клеточных структур и к гибели клетки.

Большая часть гидратационной воды в протоплазме и в клеточной стенке является капиллярно-связанной; она тоже не обладает свободной подвижностью. Стенки растительных клеток в зависимости от плотности расположения фибрилл притягивают к себе воду с силой 15—150 бар. Давление, удерживающее воду на поверхности структурных элементов матрикса (клеточной стенки, плазматических коллоидов), называется давлением набухания (матричным давлением τ).

Резервная вода

Наиболее подвижна вода в тех компартментах клетки, которые служат резервуарами растворов. Однако и эта вода не вполне свободна, она осмотически связана с растворенными веществами — сахарами, органическими кислотами, вторичными растительными веществами и ионами. Потенциальное осмотическое давление π^* раствора определяется законом Вант-Гоффа:

$$\pi^* = n \cdot R \cdot T = n \frac{22,7}{273} \cdot T. \quad (24)$$

Потенциальное осмотическое давление увеличивается с повышением абсолютной температуры T и числа растворенных частиц n . Число частиц для недиссоциирующих веществ выражают в виде молярности; идеальный одномолярный (1 М) раствор развивает при стандартных условиях осмотическое давление 22,7 бар. Растворы диссоциирующих веществ содержат больше частиц, чем это соответствует их молярности; поэтому для электролитов в уравнение вводят еще один член, в который входит степень диссоциации. Напротив, высокомолекулярные вещества могут накапливаться в больших весовых количествах, почти не повышая осмотического давления. Путем полимеризации осмотически высокоактивных мелких молекул в макромолекулы (например, сахара в крахмал) и путем обратного процесса — гидролиза — клетка может быстро регулировать осмотическое связывание резервной воды.

СОСТОЯНИЕ ВОДЫ В КЛЕТКЕ

Гидратура

При связывании воды макромолекулярными структурами и растворенными веществами уменьшается возможность ее использования для химических реакций и в качестве растворителя. Для биохимической активности протоплазмы важно не просто количество воды, а ее термодинамическое состояние. Это состояние воды Г. Вальтер предложил называть «гидратурой». Гидратура наиболее высока в том случае, когда вода совершенно свободна, как например, дистиллированная вода или вода в воздухе, насыщенном водяным паром. В растворе гидратура уменьшается по мере повышения концентрации осмотически активных веществ, а в воздухе — с понижением степени насыщения. Состояние воды в какой-либо системе выражают в барах или в процентах относительной влажности (табл. 31). В протопластах с центральной вакуолью существует тесная связь между осмотическим связыванием воды в клеточном соке и возможностью использования воды в протоплазме; поэтому потенциальное осмотическое давление клеточного

Таблица 31. Отношение равновесия между относительной концентрацией водяного пара в воздухе (процентом относительной влажности) и потенциальным осмотическим давлением (в барах) раствора при 20 °С в закрытой системе (вычислено по Walter, 1931)

Относительная влажность	Осмотическое давление	Относительная влажность	Осмотическое давление
100	0	93,0	97,9
99,5	6,7	92,0	112
99,0	13,5	91,0	126
98,5	20,3	90,0	141
98,0	27,2	80,0	301
97,5	34,1	70,0	481
97,0	41,0	60,0	687
96,0	55,0	50,0	933
95,0	69,1	0	∞
94,0	83,2		

сока можно рассматривать как показатель состояния воды внутри клетки, а тем самым и в протоплазме. Этот показатель имеет большое значение для метаболической активности клетки. Гидратура на поверхности клетки соответствует водному потенциалу клетки в целом, она сказывается прежде всего на ближнем транспорте воды, т. е. на поглощении и выделении воды клеткой.

Водный потенциал

Термодинамическое состояние воды в клетке можно сравнивать с состоянием чистой воды и выражать в виде кинетической энергии. По определению Р. Слетьера (Slatyer) и С. Тейлора (Taylor), водный потенциал Ψ — это работа, которая необходима для того, чтобы поднять потенциал связанной воды до уровня потенциала чистой воды. Поэтому водный потенциал иногда выражают в единицах энергии ($\text{эрг} \cdot \text{см}^{-3}$, $\text{эрг} \cdot \text{г}^{-1}$ или $\text{Дж} \cdot \text{кг}^{-1}$), которые через отношение $100 \text{ Дж} \cdot \text{кг}^{-1} = 1 \text{ бар}$ можно перевести в единицы давления.

Потенциал чистой воды служит начальной точкой отсчета и принимается равным нулю. В растворах вода осмотически связана: необходимо затратить энергию, чтобы сделать эту воду доступной. Осмотический потенциал Ψ_{π} ниже, чем водный потенциал, поэтому он всегда отрицателен. Вода, связанная коллоидами и гидрофильными поверхностями, также обладает отрицательным потенциалом (матричным потенциалом Ψ_{τ}). Если подвергнуть воду действию давления, то ее свободная энергия повысится и

потенциал давления Ψ_p по сравнению с потенциалом несжатой воды будет положительным.

Таким образом, доступность воды можно характеризовать разностью потенциалов $\Delta\Psi_w$ между водной системой (клеткой, раствором) и чистой водой; доступность будет тем меньше, чем более отрицательна величина $\Delta\Psi_w$.

Состояние воды в клетке как подвижное равновесие

Внутри клетки и между клетками и окружающей их средой быстро устанавливается равновесие гидратур. Высокий дефицит упругости водяного пара в воздухе отнимает воду от клеток и ухудшает их гидратуру, потенциал воды сильно сдвигается в сторону отрицательных значений. Наоборот, растворы в клеточных компартментах (прежде всего клеточный сок) благодаря своему осмотическому потенциалу присасывают более доступную воду из окружающей их среды и способны удерживать воду против действия других сосущих сил.

Закономерности осмотического транспорта воды в растительных клетках были в принципе выяснены почти сто лет назад В. Пфэффером и Д. Де-Фризом, а в начале этого столетия проанализированы А. Уршпрунгом, Г. Блюмом, О. Реннером и К. Гёфлером.

Процессы, происходящие при осмотическом транспорте воды, можно представить себе в простейшей форме по известной из всех учебников физиологии растений модели отдельной клетки в гипотонической и в гипертонической среде (рис. 120).

Отдельная клетка в гипотонической среде. Клетка, помещенная в гипотоническую среду, всасывает из нее воду, которая проходит через протоплазму в клеточный сок; в результате объем вакуоли значительно увеличивается. Вакуоль раздувается и прижимает цитоплазму к клеточной стенке, которая упруго растягивается и развивает противодавление (натяжение стенки P). Сосущую силу клетки (S или $\Delta\Psi$) при данном состоянии равновесия можно определить из уравнения осмотического состояния

$$\Delta\Psi = \pi^* - P. \quad (25)$$

Сосущая сила, развиваемая клеткой, ограничена осмотической всасывающей способностью вакуоли (потенциальным осмотическим давлением π^*) и противодавлением клеточной стенки. Более высокое потенциальное осмотическое давление улучшает всасывание, более сильное давление клеточной стенки уменьшает его.

Описанные отношения можно выразить также в виде *уравнения водного потенциала*

$$\Psi_{\text{клетки}} = \Psi_{\pi} + \Psi_p. \quad (26)$$

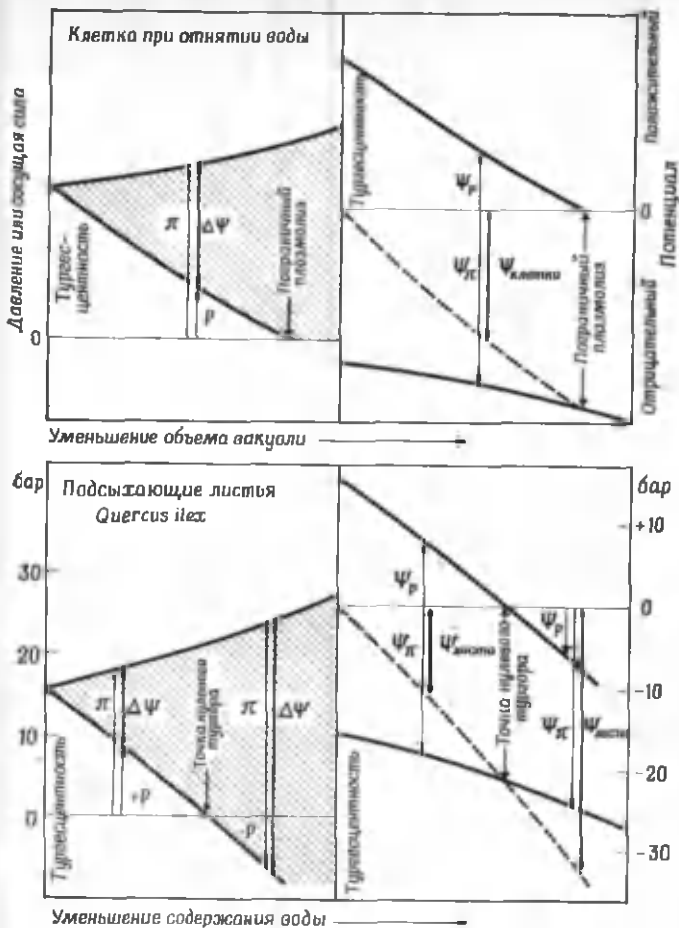


Рис. 120. Диаграммы осмотического состояния (слева) и диаграммы водного потенциала (справа) для вакуолизированной растительной клетки в гипертонической среде (вверху) и для засыхающих склероморфных листьев (внизу).

Диаграммы осмотического состояния. При отнятии воды объем вакуоли уменьшается, концентрация клеточного сока возрастает и тургорное противодействие клеточной стенки снижается. Актуальная сосущая сила $\Delta\Psi$ (заштрихованная область) соответствует расстоянию между кривой потенциального осмотического давления π и кривой давления клеточной стенки P . В завядающих склероморфных листьях клеточные стенки могут развивать растягивающее давление (отрицательный тургор, $-P$), благодаря чему сосущая сила ткани дополнительно повышается.

Диаграммы водного потенциала. По мере отнятия воды осмотический потенциал $\Psi\pi$ становится все более отрицательным, потенциал тургорного давления Ψ_P снижается от положительных величин до нуля, а у склероморфного листа до отрицательной величины. Водный потенциал клетки или соответственно листа находят путем суммирования величин $\Psi\pi$ и Ψ_P . (Hoffler, 1920; BARRS, 1968; Kyriakopoulos, Larcher, 1976.)

Осмотический потенциал Ψ_{π} всегда отрицателен, а потенциал давления Ψ_P может быть положительным, нулевым или в особых случаях отрицательным. Отрицательный водный потенциал $\Psi_{\text{клетки}}$ показывает, что клетка в целом обладает сосущей силой. В клетке действуют также силы набухания, поэтому уравнения (25) и (26) нужно дополнить матричными потенциалами протоплазмы и клеточной стенки. Так как после каждого изменения содержания воды в клетке сразу устанавливается равновесие между потенциалами для протоплазмы, вакуоли и клеточной стенки, матричный потенциал можно считать равным осмотическому потенциалу. Таким образом, в состоянии равновесия имеем:

$$\Delta\Psi = (\pi^* \rightleftharpoons \tau) - P. \quad (27)$$

Клетка, насыщенная водой. С увеличением притока воды в клетку повышаются внутреннее давление (тургор) и противодавление клеточной стенки, которая растягивается до тех пор, пока сосущая сила клеточного сока не будет уравновешена этим противодавлением, после чего поступление воды в такую тургесцентную клетку прекратится. В этом состоянии

$$\pi^* = P, \text{ откуда } \Delta\Psi_{\text{клетки}} = 0. \quad (28)$$

Отдельная клетка в гипертонической среде. Пограничный плазмолиз. Если поместить клетку в раствор более концентрированный, чем клеточный сок в вакуоли, то вода будет выходить из клетки. В результате объем вакуоли будет уменьшаться и упруго растянутая клеточная стенка будет оказывать все более слабое давление на протопласт. В конце концов объем клетки уменьшится до некоторой предельной величины, после чего клеточная стенка не сможет больше сокращаться; протопласт в этом случае начинает отставать от клеточной стенки (пограничный плазмолиз). Состояние пограничного плазмолиза характеризуется тем, что потенциальное осмотическое давление может действовать беспрепятственно:

$$P = 0, \text{ откуда } \Delta\Psi_{\text{клетки}} = \pi^*. \quad (29)$$

Ткань в водной среде. У клеток, объединенных в ткань, давление клеточной стенки поддерживается или ограничивается соседними клетками; поэтому нужно учитывать и натяжение ткани:

$$\Delta\Psi = \pi^* - (P_{\text{клеточной стенки}} \pm P_{\text{ткани}}). \quad (30)$$

Если соседние клетки действуют в одном направлении (+) с собственной стенкой данной клетки, то состояние тургесцентности достигается уже при низком содержании воды (при небольшом объеме вакуоли). Это важно для тонкостенных тканей, которые таким образом приобретают обусловленную тургором твердость при не слишком большом заполнении водой. С другой стороны,

закончившие свой плоскостной рост и жесткие клеточные стенки не могут достаточно хорошо следовать за сжимающимися протопластами, что создает отрицательное давление ($-P$), и сосущая сила — существенная для водоснабжения величина — достигает высоких значений и без большого увеличения потенциального осмотического давления. При таких условиях сосущая сила достигает максимума уже при умеренной степени обезвоживания.

Клетки наземных растений в естественной среде. Клетки наземных растений теряют воду путем испарения с поверхности клеточных стенок. В подсыхающие клеточные стенки притекает вода из протоплазмы, а у гомойогидрических растений — из вакуоли, и клетки начинают завядать. Однако плазмолиз не наступает, так как клеточные стенки непроницаемы для воздуха. Стенки, следуя за протопластами, втягиваются внутрь и даже могут при этом образовывать складки.

ВОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЯ

Система побегов наземного растения, находясь в воздушном пространстве, все время теряет путем испарения воду, и для восполнения этой потери растение должно извлекать воду из почвы. Транспирация, всасывание воды и проведение ее от корней к транспирирующим поверхностям — нераздельно связанные друг с другом основные процессы водного обмена. При этом дефицит упругости водяного пара в воздухе служит движущей силой для испарения, а от количества воды в почве решающим образом зависит водоснабжение. Водный обмен растения поддерживается благодаря постоянному притоку воды, так что мы имеем здесь дело с подвижным равновесием.

ПОГЛОЩЕНИЕ ВОДЫ

Растения могут поглощать воду всей своей поверхностью, однако большую часть воды растения получают из почвы. У высших растений функцию водоснабжения выполняет корень как специализированный поглощающий орган. Низшие растения лишены корней, и поэтому им приходится поглощать воду непосредственно своими надземными частями.

Непосредственное поглощение воды слоевищами и побегами

Таллофиты всасывают воду из влажного субстрата или после увлажнения их дождем, росой и туманом капиллярным способом и при этом набухают. При полном насыщении торфяные мхи и плодовые тела грибов могут содержать иногда в 10 раз больше воды, чем в сухом состоянии. Бактерии, низшие грибы, многие

водоросли и лишайники способны извлекать воду из влажного воздуха, и при этом степень их набухания возрастает. Поглощение воды при набухании происходит вначале быстро и с большой силой (это экзергонический процесс: выделяется теплота набухания), а затем процесс постепенно замедляется. При набухании может поглощаться и накапливаться много воды. В максимально набухом состоянии лишайники и мхи содержат в 2—3 раза больше воды, чем сухого вещества.

Листостебельные растения защищены от испарения воды кутикулой. В той же мере, в какой кутикула препятствует потере воды через поверхность побега, она затрудняет и поступление воды внутрь при увлажнении. Поэтому заметное прямое поглощение воды если и происходит, то главным образом в таких проницаемых местах, как гидатоды (пропускающие воду участки эпидермиса) и некутинизированные придатки смачивающихся волосков. У эпифитных бромелиевых в поглощении воды участвуют набухающие всасывающие чешуи.

Поглощение воды из почвы

Вода в почве

Вода попадает в почву с атмосферными осадками и постепенно просачивается в глубину до уровня грунтовых вод. Однако часть проникающей воды — связанная вода — задерживается и накапливается в пустотах почвы. Сколько воды остается в верхних слоях почвы в *связанной форме* и сколько проходит вниз в виде *гравитационной* воды — это зависит прежде всего от типа почвы и величины пор в ней. Поры шириной до 60 мкм задерживают воду благодаря капиллярным силам; через более крупные поры вода просачивается. Скорость просачивания в песчаных почвах составляет 2—3 м в год, в суглинистых почвах 1—2 м в год.

Водоудерживающая способность почвы. Специфическую емкость почвы для связанной воды называют ее *влагоемкостью*. Влагоемкость — это количество воды, которое почва способна удерживать против силы тяжести (в граммах H_2O на 100 мл объема почвы). Содержание воды в природной почве после ее насыщения и просачивания легкоподвижной гравитационной воды называют *полевой влагоемкостью* и тоже выражают в процентах от объема почвы. После продолжительных дождливых периодов и весеннего таяния снега гравитационная вода остается в верхних слоях почвы в подвешенном состоянии, так что и она может использоваться корневой системой растительности. В этом случае запас воды оказывается больше влагоемкости (определяемой в лаборатории): добавляется еще количество *используемой гравитационной воды*.

В почвах мелкозернистых и с высоким содержанием коллоидов и органического вещества накапливается больше воды, чем в гру-

бозернистых почвах, поэтому полевая влагоемкость возрастает в ряду: песок — суглинок — глина — торф. Большая водоудерживающая способность почвы выгодна для растений, так как позволяет им лучше переживать периоды без осадков.

Связывание воды в почве. Связанная вода удерживается поверхностными силами на почвенных коллоидах и капиллярными силами в почвенных порах, а также может (особенно в засоленных почвах) осмотически связываться ионами. Таким образом, почвенная вода, так же как и вода в растении, не вполне подвижна. Если почва не насыщена водой, то вода подвергается воздействию сосущей силы, а водный потенциал понижается до все более отрицательных значений. Связывание воды в почве может быть описано уравнением водного потенциала и выражено в барах или в эргах на 1 см^3 . В большинстве почв осмотическое связывание воды ионами, находящимися в растворе, настолько невелико, что

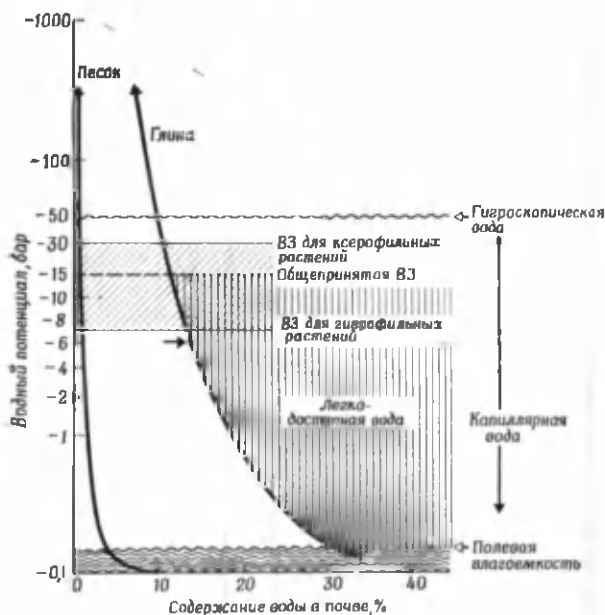


Рис. 121. Схема зависимости водного потенциала песчаной и суглинистой почвы от содержания воды в почве. Общепринятые пограничные значения: за исключением гигроскопически связанной воды, сосущую силу которой принимают равной 50 бар, содержание воды при полевой влагоемкости определяют при 0,15 бар, а влажность завядания (ВЗ) — при 15 бар. Количество доступной для растений подвешенной воды зависит от величины ВЗ для соответствующих видов: у влаголюбивых растений она лежит между 6 и 8 бар, у засухоустойчивых может повышаться до 30 и более бар. Значение черных стрелок поясняется в тексте. (Kramer, 1949; Laatsch, 1954; Slatyer, 1967; с использованием данных Gradmann, 1928, и Ellenberg, 1963.)

им можно пренебречь, так же как и величиной Ψ_p , которая включает гидростатическое давление на воду, заполняющую поры. Определяющим фактором в почве является *матричный* (или «капиллярный») *водный потенциал* Ψ_r — сила, с которой вода связывается капиллярно и адсорбционно. Матричный потенциал особенно велик в узких порах. Существует зависимость

$$\Psi_r = -\frac{4\sigma}{D} \approx -\frac{290}{D} \text{ (Дж} \cdot \text{кг}^{-1}\text{)}, \quad (31)$$

где σ — поверхностное натяжение воды и D — диаметр пор (в мкм). Связывание воды (и вместе с тем сосущая сила почвы) сильно возрастает, когда при высыхании почвы поры с широким просветом становятся пустыми и только тонкие поры еще содержат капиллярную воду (рис. 121). В песчаных почвах с грубозернистой структурой это изменение происходит особенно резко, а в суглинистых и глинистых почвах со всеми переходами между средними и тончайшими порами водный потенциал снижается более постепенно.

Поглощение воды корнями

Растение извлекает воду из почвы до тех пор, пока сосущая сила его тонких корешков может конкурировать с сосущей силой почвы. Поглощение воды происходит тем интенсивнее, чем больше всасывающая поверхность корневой системы и чем легче корни и почвенная влага приходят в соприкосновение друг с другом:

$$W_n = A \cdot \frac{\Psi_{\text{почвы}} - \Psi_{\text{корня}}}{\Sigma}. \quad (32)$$

Согласно этой формуле, предложенной В. Гарднером, количество воды W_n , поглощаемое корневой системой в единицу времени, прямо пропорционально обменной поверхности A в корнеобитаемом пространстве (активная поверхность корней в единице объема почвы, умноженная на корнеобитаемый объем почвы) и разности потенциалов корня и почвы и обратно пропорционально сумме сопротивлений транспорту воды в почве и при переходе из почвы в растение. Активная поверхность корней у травянистых сельскохозяйственных растений составляет примерно $1 \text{ см}^2/\text{см}^3$, а у древесных растений имеет величину порядка $0,1 \text{ см}^2/\text{см}^3$.

Корни чаще всего развивают благодаря концентрации их клеточного сока *сосущие силы* всего лишь в несколько бар, но этого вполне достаточно для извлечения из большинства почв большей части связанной воды. Это видно из рис. 121: с помощью сосущей силы всего лишь 2 бара корни извлекают более двух третей воды, запасаемой в песчаной почве; глинистая почва, благодаря своей мелкопористости сильнее удерживающая воду, отдает половину

Таблица 32. Максимальная сосущая сила корней травянистых цветковых растений (по Slavikova, 1965)

Вид растений	Сосущая сила, бар
<i>Milium effusum</i>	6
<i>Asarum europaeum</i>	11
<i>Aegopodium podagraria</i>	16
<i>Pulmonaria officinalis</i>	20
<i>Fragaria vesca</i>	20
<i>Cynanchum vincetoxicum</i>	37
<i>Viscaria vulgaris</i>	44

своего запаса связанной воды при сосущей силе корней всего лишь 6 бар. Некоторые растения могут еще в известной степени повысить сосущую силу своих корней и извлечь из почвы несколько больше воды.

Некоторые травянистые растения умеренной зоны способны увеличивать сосущую силу своих корней до значений порядка 40 бар (табл. 32), растения сухих областей — до значений более 60 бар; лесные деревья развивают сосущую силу около 30 бар.

Однако уже при незначительном уменьшении содержания воды в почве сосущая сила почвы резко возрастает до чрезвычайно высоких величин. Дальнейшее извлечение воды возможно лишь в случае притока ее из участков почвы, свободных от корней.

В крупнопористых песчаных почвах водные нити в системе капилляров разрываются уже при незначительном натяжении, поэтому приток воды вскоре прекращается. В глинистых почвах с очень узкими капиллярами вода подводится и при высоких сосущих силах, но передвижение ее происходит очень медленно и только на короткие расстояния (от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров). Когда запасы воды в непосредственном окружении корней истощаются, у растений остается еще возможность следовать за водой путем роста корней и увеличивать их активную поверхность. В поисках воды корневая система растения постоянно находится в движении. При прогрессирующем высыхании почвы отдельные корни могут отмирать и засыхать, тогда как в других местах корень разрастается на много метров и густо ветвится. Эта способность особенно сильно выражена у растений засушливых областей.

Область завядания и доступная вода в почве

В конце концов может оказаться, что все источники водоснабжения израсходованы. В этом случае растения завядают и уже не оправляются в течение ночи или при защите их от испарения воды

(например, путем накрывания найлоновой пленкой). Это состояние Л. Бриггс и Г. Шанц назвали «устойчивым завяданием» (permanentes Welken). У влаголюбивых травянистых растений устойчивое завядание наступает при сосущей силе почвы 7—8 бар, у большинства сельскохозяйственных растений при 10—20 бар, а у растений умеренно сухих местообитаний и различных древесных пород при 20—30 бар (соответствующую влажность называют влажностью завядания).

Разность между полевой влагоемкостью $W_{ПВ}$ и содержанием почвенной влаги при влажности завядания $W_{ВЗ}$ показывает, сколько доступной для растений воды ($W_{Д}$) может накапливать почва:

$$W_{Д} = W_{ПВ} - W_{ВЗ}. \quad (33)$$

В связи с экологическими вопросами следует определять фактическую влажность завядания для исследуемых видов растений; в сельскохозяйственной практике принято считать, что влажность завядания соответствует сосущей силе почвы 15 бар.

Поглощение воды и температура почвы

Поступление воды в растение зависит от температуры почвы, так как она влияет на всасывающую деятельность корня и на сопротивление движению воды в почве. Из теплых почв растения

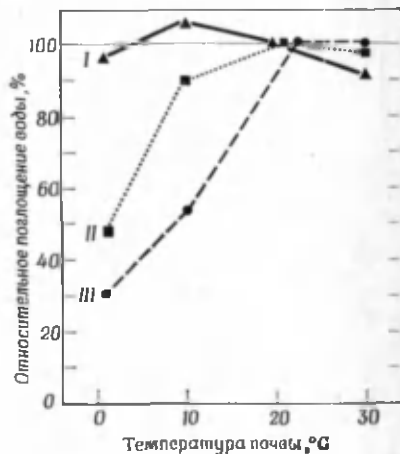


Рис. 122. Влияние температуры на поглощение воды корнями *Populus nigra* (I), *Fagus sylvatica* (II) и *Fraxinus excelsior* (III). (Döring, 1935.)

извлекают воду легче, чем из холодных. При низких температурах уменьшается водопроницаемость протоплазмы и прежде всего ухудшается рост корней (см. стр. 342), который чрезвычайно важен для продвижения корней в более богатые водой слои почвы. У многих трав и древесных растений при снижении температуры до нескольких градусов выше 0 °C поглощение воды значительно

сокращается. По зависимости поглощения воды от температуры можно судить о приспособленности растений к почвенным температурам, преобладающим в данной местности (рис. 122). Виды с ранним началом развития, как правило, меньше страдают от низкой температуры почвы, чем виды, начинающие развиваться позднее. У фасоли, томатов, огурцов, тыквы и других растений из теплых стран поглощение воды прекращается при температуре немного ниже 5°C , тогда как тундровые растения и некоторые лесные деревья могут поглощать воду при охлаждении почвы почти до 0°C или даже из частично замерзшей почвы. При температурах ниже -1°C вся вода в почвенных порах замерзает [величина r в формуле (32) бесконечно велика] и растения не могут больше поглощать воду.

ТРАНСПОРТ ВОДЫ

Путь воды в растении

Вода в растении транспортируется от клетки к клетке (ближний транспорт) и по ксилемным путям (дальний транспорт).

В тканях вода движется от клеток с более высоким водным потенциалом по градиенту сосущей силы осмотическим путем, прежде всего в клеточных стенках по принципу фитиля — в соответствии с градиентом матричного потенциала. Таким способом вода проходит в корне через паренхиму коры до эндодермы. У некоторых растений кора корня многослойная, и она служит резервуаром, выравнивающим кратковременные колебания притока воды из почвы. В эндодерме транспорт по капиллярам клеточных стенок прерывается из-за гидрофобных отложений или одревеснения клеточных стенок. Поэтому весь поток воды идет через пропускные клетки. В центральном цилиндре корня вода поступает в систему дальнего транспорта, где передвижение воды аналогично движению ее в водопроводе. Паренхимные клетки центрального цилиндра служат источником *корневого давления*, которое возникает вследствие того, что вода (вместе с минеральными ионами) ускоренно, с затратой метаболической энергии подается в сосудистую систему.

Сеть сосудов приспособлена для быстрого проведения и распределения воды по всему растению. Вода в основном движется сплошным потоком в просветах сосудов. В системе дальнего транспорта осуществляется и движение воды по клеточным стенкам, но оно в количественном отношении совершенно незначительно. В листьях ксилемные пути делятся на тонкие разветвления, где из концов трахеид вода поступает в паренхиму сосудистых пучков; отсюда она распределяется, передвигаясь по клеткам мезофилла.

Растение в градиенте водного потенциала между почвой и воздухом

Растение сглаживает крутой градиент водного потенциала между почвой и воздухом (рис. 123). Поскольку побег соприкасается с воздухом, где существует дефицит упругости водяного пара (а потому водный потенциал низок), возникает непрерывный ток воды через растение. Для транспорта воды имеют силу закономерности, аналогичные тем, которые описываются для электрического тока законом Ома. Поэтому отношения в системе почва—растение—атмосфера могут быть представлены аналогичными схемами. Движущей силой для транспорта воды через растение служит градиент потенциала в континууме почва—растение—вода. Из-за различных сопротивлений проведению воды в растении создается градиент сосущей силы от листа через проводящую систему вплоть до корня (рис. 124).

Б. Хубер, Г. Градман и Т. Ван ден Хонерт представили отношение между проведением воды (поток F , соответствующий силе

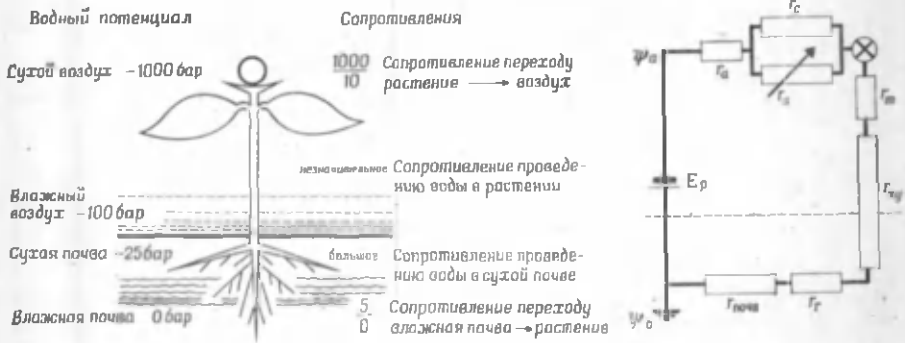


Рис. 123. Градиенты водного потенциала и сопротивлений транспорту воды между почвой, растением и атмосферой.

Слева: порядок величин сосущей силы и сопротивлений переходу. Наибольший градиент потенциала существует между поверхностью побега и сухим воздухом, но там преодолевается и наибольшее сопротивление. Причины этого — высокая энергоёмкость испарения воды и кутикулярное сопротивление диффузии. (Kausch, 1955.)

Справа: сопротивления транспорту воды, представленные наподобие электрической схемы. E_p — потенциальная эвапорация; Ψ_0 — водный потенциал жидкой фазы в почве; Ψ_a — водный потенциал атмосферы; $r_{почв}$ — сопротивление передвиганию воды в почве; r_r — сопротивление передвиганию воды в сосушках корня и в коре корня; r_{xy} — сопротивление проведению воды в сосудах ксилемы корней, стеблей, черешков и жилок листа; r_m — сопротивление транспорту в мезофилле; r_c — кутикулярное сопротивление (очень высокое), r_a — устьичное сопротивление (регулируемое), r_s — сопротивление пограничного слоя у поверхности побега, \otimes — переход от жидкой фазы к парообразной. (Cowap, 1965; Boyer, 1974; Kreeb, 1974.)

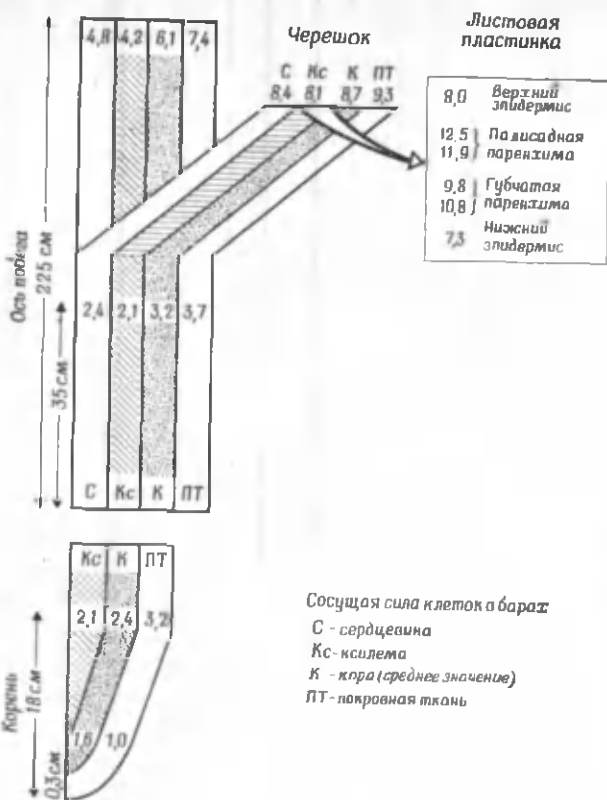


Рис. 124. Градиенты сосущей силы в растении плюща. Сосущая сила всегда имеет наименьшую величину в зоне проводящих путей транспирационного тока; в корне она больше всего в эпидермисе, который всасывает воду, а в надземных частях растений — в той ткани, которая сильнее всего транспирирует (эпидермис оси побега и мезофилл листьев). В пределах всего растения сосущая сила возрастает снизу вверх и от черешка к листу. (Ursprung, Blum, 1918.)

электрического тока), градиентом потенциала $\Delta\Psi$ (напряжением) и сопротивлениями (r) в следующей форме:

$$F = \frac{\Delta\Psi}{\Sigma r}. \tag{34}$$

Сосущая сила Ψ_z в том или ином участке (z) растения будет тем выше, чем ниже водный потенциал в почве, чем больше проявляется действие силы тяжести (Ψ_g), чем больше суммарное сопротивление проведению воды Σr между почвой и данной точкой в побеге и чем больше воды проходит через растение. Соответствующую формулу предложил Х. Рихтер:

$$\Psi_z = \Psi_{\text{почвы}} + \Psi_g - \Sigma z_{\text{почвы}} F \cdot r. \tag{35}$$

Из обеих формул [(34) и (35)] следует, что крутого *градиента сосущей силы* в растении можно ожидать только при сильном токе воды, т. е. при более интенсивной транспирации. При этих условиях когезионное натяжение, действующее в проводящей системе, также будет большим. Эту величину используют для того, чтобы в результате определения *сосущей силы ксилемы* получить представление об уровне сосущей силы всего растения. Если срезать лист или ветку, вода в сосудах внезапно освободится от натяжения и будет подтягиваться в ткани. Если тотчас же поместить срезанную ветку в камеру со сжатым воздухом, как это было предложено П. Сколандером и его сотрудниками, то можно, медленно повышая внешнее давление, скомпенсировать сосущую силу клеток и оттеснить водные нити в сосудах до их первоначального положения. Избыточное давление, которое показывает при этом манометр, соответствует сосущей силе клеток в ветке и в то же время — когезионному натяжению, которому подвергалась вода в сосудах проводящей системы растения в данном месте.

Интенсивность транспирационного тока

Количество воды, транспортируемой в единицу времени через проводящую систему, будет тем больше, чем больше площадь сечения, через которое протекает вода (проводящего сечения), и чем выше скорость тока. В свою очередь *скорость тока* зависит от сопротивлений проведению воды и разности потенциалов $\Psi_{\text{листа}} - \Psi_{\text{корня}}$.

Проводящее сечение осевой части побега или листового черешка представляет собой сумму поперечных сечений всех элементов ксилемы. Проводящее сечение в большинстве случаев относят к массе тех частей растения, которые через него снабжаются водой (*относительное проводящее сечение*), например проводящее сечение черешка — к сырому весу соответствующего листа, проводящее сечение стебля — к общему весу примыкающего к нему побега. Относительное проводящее сечение служит мерой способности растения снабжать отдельные части побегов водой. Оно велико у растений, которые очень сильно транспирируют; некоторые пустынные растения обладают относительно проводящим сечением 2—3 мм²/г, у вересковых кустарничков, средиземноморских кустарников и разнотравья, степных растений и травянистых растений солнечных местообитаний встречаются величины от 1 до 2 мм²/г. Проводящее сечение большинства древесных пород и тенелюбивых растений составляет менее 0,5 мм²/г. Особенно мало проводящее сечение у водных растений, а также у суккулентов. Относительное проводящее сечение изменяется и в пределах одного растения. У деревьев оно увеличивается снизу вверх, так что верхушечные побеги оказываются в привилегированном положении.

Таким способом растение компенсирует более длинный путь проведения воды.

Сопrotивления проведению воды. Транспирационному току при его восходящем движении приходится преодолевать целый ряд сопротивлений: действие силы тяжести, сопротивление фильтрации через поперечные стенки, расположенные на определенных расстояниях друг от друга в проводящих путях, и прежде всего — сопротивление трению в узких сосудах. Удельное сопротивление пропусканию воды (или обратная ему величина — удельная проводимость стебля) служит важным показателем для характеристики водопрводящей системы растения. У хвойных деревьев удельная водопрводимость вдвое меньше, чем у вечнозеленых лиственных пород, а у последних в свою очередь вдвое меньше, чем у летнезеленых лиственных деревьев (табл. 33). Особенно хорошо проводят воду корни с их широкими сосудами и лианы.

Скорость транспирационного тока. При данном проводящем сечении сосудистой системы в надземные части растения подается тем больше воды, чем выше скорость транспирационного тока. Максимально возможная скорость зависит от особенностей структуры проводящей системы, прежде всего от ее проводимости, и неодинакова в разных участках одного и того же растения и у растений различного типа (табл. 33). Пока всасывание воды корнем происходит беспрепятственно, скорость транспирационного тока

Таблица 33. Удельная осевая проводимость ксилемы и максимальная скорость транспирационного тока у различных растений (по Berger, 1931; Huber, 1956)

А. Удельная проводимость древесины, мл воды, протекающей в 1 ч при давлении воды 1 бар, в пересчете на 1 м длины образца и 1 см² поперечного сечения

Травы	100—200
Вечнозеленые кустарники	4—8
Хвойные деревья	20
Вечнозеленые лиственные деревья	14—50
Летнезеленые лиственные деревья	65—130
Лианы	240—1270
Древесина корней летнезеленых лиственных деревьев	290—5400

Б. Максимальная скорость транспирационного тока, м/ч

Мхи	1,2—2,0
Хвойные деревья	1,2
Лиственница	1,4
Средиземноморские жестколистные растения	0,4—1,5
Летнезеленые рассеянопоровые лиственные деревья	1—6
Кольцепоровые лиственные деревья	4—44
Травянистые растения	10—60
Лианы	150

возрастает с увеличением движущей силы, т. е. скорости испарения (рис. 125). Транспирационный ток чрезвычайно быстро приспособляется к интенсивности транспирации, отражая даже кратковременные колебания испарения, так что по данным о скорости восходящего тока в стволах деревьев можно судить о транспирации всей кроны. У крупных деревьев передвижение воды начинается утром в верхушке и в концах ветвей и тянет за собой

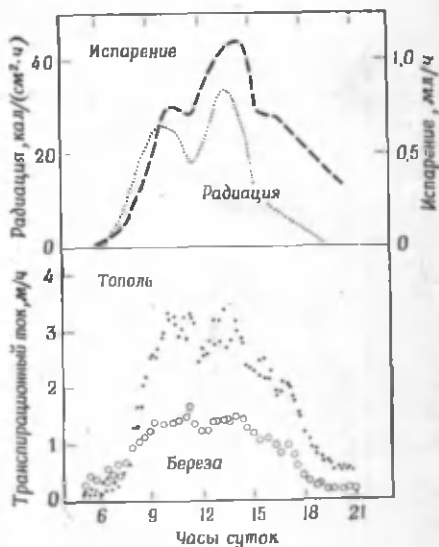


Рис. 125. Изменение скорости транспирационного тока на протяжении дня в растениях тополя и березы. Когда радиация и испаряющая сила атмосферы ускоряют транспирацию воды листьями, вода в проводящих путях быстрее движется вверх. (По Klemm, из Polster, 1967.)

водные нити от основания ствола. Затем транспирационный ток ускоряется и вскоре после восхода солнца достигает максимальной величины. Вечером он замедляется, однако вплоть до глубокой ночи может происходить слабый приток воды в стволы, благодаря чему вновь пополняются их водные запасы.

ВЫДЕЛЕНИЕ ВОДЫ

Растение выделяет воду путем испарения (транспирация), а также иногда в очень небольшом количестве в капельно-жидкой форме (гуттация). Для водного обмена гуттация практически не имеет значения, поэтому в дальнейшем под выделением воды мы всегда будем подразумевать транспирацию.

Транспирация как физический процесс

Вода испаряется со всей наружной и всех внутренних поверхностей растения, соприкасающихся с воздухом. У таллофитов это наружные поверхности вегетативного тела, у листостебельных рас-

тений — кутинизированные наружные стенки клеток эпидермиса (*кутикулярная транспирация*) и опробковевшие поверхности (*перидермальная транспирация*). Внутри органов растения воду испаряет поверхность клеток, граничащих с межклетниками. Там вода сначала переходит из жидкой фазы в парообразную, а затем водяной пар улетучивается через устья в атмосферу (*устычная транспирация*). С поверхности растения водяной пар диффундирует в прилегающий слой воздуха (пограничный слой, см. стр. 54) и в свободное воздушное пространство. Транспорт водяного пара от испаряющих поверхностей по направлению к свободному воздушному пространству происходит путем диффузии в соответствии с законом Фика [формула (8), стр. 053].

Испарение с влажных поверхностей

Транспирация растений как физический процесс подчиняется закономерностям испарения воды с влажных поверхностей. Свободная водная поверхность отдает в единицу времени с единицы

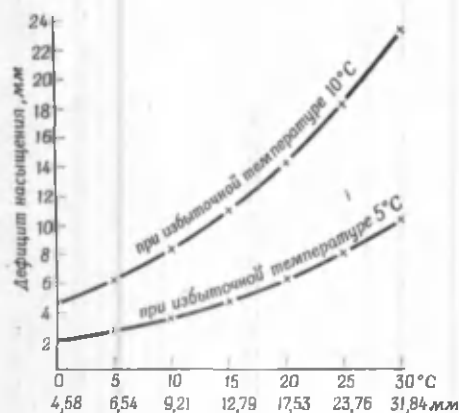


Рис. 126. Влияние температуры воздуха на дефицит насыщения у поверхности листьев с температурой на 5 и на 10° выше температуры воздуха, насыщенного водяным паром. Числами под шкалой температуры указана упругость пара, насыщающего воздух. (Walter, 1970.)

площади тем больше водяного пара, чем круче градиент его упругости в воздухе. Градиент упругости пара возникает в том случае, если у испаряющей поверхности содержание водяного пара в воздухе (г/м^3) выше, чем на некотором расстоянии от нее. Он всегда бывает выше, когда испаряющая поверхность хорошо снабжается водой и когда она теплее, чем воздух (рис. 126). Поэтому сильное освещение и связанное с ним нагревание поверхности приводит к созданию более крутого градиента упругости пара и тем самым к более быстрому испарению.

Таким образом, транспирация (а с ней и проведение воды по растению) осуществляется и при высокой влажности воздуха,

даже при насыщении воздуха водяным паром, что особенно важно во влажных тропиках для транспорта минеральных веществ.

Испарение при неограниченной подаче воды и беспрепятственной диффузии водяного пара называют *потенциальным испарением* или *эвапорационной способностью* (Эв). Фактическое (актуальное) испарение с влажной поверхности (почвы, стенок растительных клеток) в большинстве случаев меньше потенциального, так как вода почти никогда не притекает совершенно беспрепятственно.

Транспирацию можно рассматривать как диффузионный процесс [см. формулу (9), стр. 54]: интенсивность транспирации прямо пропорциональна разности между концентрацией водяного пара у испаряющих поверхностей и содержанием водяного пара в атмосфере ($г/м^3$), площади испаряющей поверхности A и обратно пропорциональна сумме диффузионных сопротивлений Σr :

$$Tr = \frac{\Delta C}{\Sigma r}. \quad (36)$$

Транспирацию определяют чаще всего непосредственно (например, весовым методом по потере воды в единицу времени), но ее можно также вычислить по приведенной формуле, если определены градиент концентрации H_2O ΔC между транспирирующей поверхностью и окружающим воздухом и диффузионное сопротивление листа Σr . У листьев сопротивление диффузии водяного пара складывается из сопротивления пограничного слоя, кутикулярного и устьичного сопротивлений. У поверхности растений, не имеющих устьичного аппарата, диффузия водяного пара определяется сопротивлением пограничного слоя и кутикулярным или перидермальным диффузионным сопротивлением.

Сопротивление пограничного слоя для транспорта водяного пара, так же как и для CO_2 -газообмена, очень сильно зависит от размеров, формы и свойств поверхности листьев, а также от силы ветра. У мелких листьев (например, у хвой) значения r_a даже при отсутствии ветра едва ли достигают 1 с/см; у крупных плоских листьев сопротивление пограничного слоя может составлять при отсутствии ветра 3 с/см и более. С увеличением силы ветра различия сглаживаются: при скорости ветра около 2 м/с сопротивление пограничного слоя обычно меньше 0,3 с/см; в этом случае оно не имеет особого значения по сравнению с устьичным диффузионным сопротивлением.

Устьичная транспирация

Устьичное диффузионное сопротивление зависит от степени открытия устьиц. Его минимальная величина зависит от таких анатомических особенностей, как размеры, строение, расположение и количество устьиц у данного вида растений, поэтому оно является

видоспецифической величиной, определяющей максимальную транспирационную способность.

Для светолюбивых трав и особенно травянистых сельскохозяйственных растений характерны величины (отнесенные ко всей поверхности листа — верхней + нижней) от 0,8 до 2 с/см, у листопадных деревьев, кустарничков и большинства злаков минимальное диффузионное сопротивление листьев составляет 2—4 с/см, у тенелюбивых трав, степных злаков, ксерогалофитов и вечнозеленых лиственных деревьев оно составляет 3—5 с/см, у хвойных и суккулентов 6—12 с/см и выше. Игольчатые листья хвойных нередко имеют в переднем дворике устьичного аппарата рыхлую восковую пробку, которая служит дополнительным препятствием для транспирации и уменьшает диффузию водяного пара на одну треть.

Неограниченная устьичная транспирация листьев (отнесенная к единице поверхности) имеет наибольшую величину у некоторых болотных и плавающих растений, например у *Potamogeton* и *Alisma*; из наземных растений сильнее всего транспирируют травянистые растения солнечных местообитаний; теневыносливые травы при одинаковых условиях теряют уже вдвое меньше воды, а деревья и кустарнички еще меньше. Светолюбивые деревья транспирируют сильнее, чем теневыносливые. Цветки имеют очень мало устьиц и поэтому теряют относительно немного воды.

Кутикулярная транспирация

При кутикулярной транспирации молекулы воды диффундируют через кутинизированные слои наружных стенок эпидермиса и через кутикулу. Поэтому можно рассматривать кутикулярную транспирацию как диффузию через гидрофобную среду. *Кутикулярное диффузионное сопротивление* в большинстве случаев очень велико, причем у разных видов растений оно различно в зависимости от расположения, плотности и числа прослоек кутина и воска, а также от толщины кутикулы. Кроме того, на формировании изолирующих структур на поверхности листьев сильно сказываются условия произрастания: при атмосферной и почвенной засухе взрослые листья обладают более толстой кутикулой и более плотным восковым налетом, чем у побегов, которые развивались при большой влажности воздуха.

У тонких листьев кутикулярное сопротивление диффузии составляет 20—100 с/см, у листьев и хвои с массивной защитой от транспирации оно может достигать величин около 400 с/см. При отбухании и подсыхании наружных стенок эпидермиса гидрофобные слои плотнее придвигаются друг к другу, поэтому кутикулярное сопротивление может удвоиться. При низких температурах оно также возрастает. Кутикулярная защита от транспирации весьма эффективна. Даже у растений затененных и влажных местообитаний *кутикулярная транспирация* составляет менее 10% от

Таблица 34. Максимальная и кутикулярная транспирация листьев в естественных условиях, в мг H₂O на 1 дм² поверхности листа (обеих его сторон) за 1 ч (по данным многих авторов)

Растения	Общая транспирация при открытых устьицах, мг/(дм ² ·ч)	Кутикулярная транспирация после закрытия устьиц, мг/(дм ² ·ч)	Кутикулярная транспирация, % от общей транспирации
<i>Плавающие растения</i>	1800—4000		60—70
<i>Травянистые двудольные</i> солнечных местообитаний	1700—2500	(100) 200—300	(6) 10—20
затененных местообитаний	500—1000	50—250	10—25(30)
розеточные растения (горные)	500—1200		
<i>Злаки</i> в тундре	70—120		
заросли тростника	1000—1500		
засушливых областей	(600) 1500 (3000)	250—300	(5) 15—25 (40)
<i>Кустарнички</i> в тундре	50—150		
в горах	600—700	50—60	(3) 5—10
<i>Вечнозеленые склерофиллы</i>	(200) 500—1100	(10) 50—100	(4) 7—15
<i>Вечнозеленые хвойные</i>	450—550	12—15	~3
<i>Летнезеленые лесные деревья</i> светолюбивые породы	(500) 800—1200	90—110	10—20
теневыносливые породы	(250) 400—700	(30) 60—110	12—18
<i>Плодовые деревья</i> семечковые	700—1000	120—160	10—20
косточковые	400—600	80—90	17—24
виноград	400—500	80—90	17—24
<i>Тропические лесные деревья</i> дождевого леса	До 600		
леса в области туманов	До 120		
засушливых местообитаний	(350) 500—1400		

свободного испарения, у жестколиственных и вечнозеленых хвойных растений она сокращается до 0,5%, а у кактусов даже до 0,05% испаряющей способности. Весь диапазон между этими крайними случаями заполняют светолюбивые травы, деревья и кустарнички (табл. 34).

Перидермальная транспирация

С кутикулярной транспирацией сравнима также весьма незначительная потеря воды через поверхность опробковевших стеблей, уровень которой зависит от специфичного для каждого вида строе-

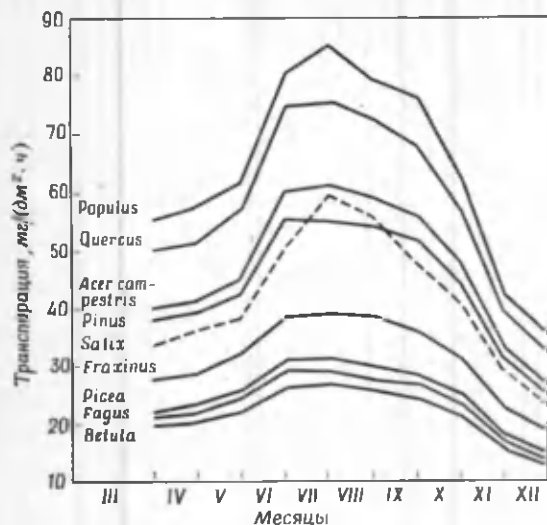


Рис. 127. Годовой ход перидермальной транспирации стволов древесных растений. На опробковевшей поверхности ствола были прикреплены сосуды с поглотителем водяного пара. Таким образом определяли выделение водяного пара через поверхностный слой пробки и через чечевички в совершенно сухой воздух. (Geurten, 1950.)

ния перидермы, проницаемости чечевичек и наличия трещин в коре (рис. 127). Поэтому у тополя, дуба, клена и сосны ветви и стволы теряют больше воды, чем у ели, бука и березы с их более гладкой и плотной корой.

Зависимость транспирации от внешних факторов

Общая транспирация (устычная и кутикулярная) зависит от внешних факторов в той мере, в какой они влияют на процесс испарения влаги (рис. 128). Так, например, интенсивность транспирации сильно повышается с увеличением освещения и сопутствующим притоком тепла, а также возрастает при большей сухости воздуха и при ветре. Ветер уносит переувлажненный слой воздуха, прилегающий к эпидермису, и приносит новый, не насыщенный влагой воздух к испаряющей поверхности. Благодаря этому градиент упругости водяного пара становится круче и транспирация усиливается.

Транспирация как физиологически регулируемый процесс

Строгая зависимость транспирации от условий испарения существует лишь до тех пор, пока устьица не изменяют ширины своих отверстий, т. е. при *постоянно* открытых или полностью закрытых устьичных щелях. В этих условиях количество теряемой воды пропорционально испаряемости. Путем изменения ширины устьичных отверстий растение способно регулировать транспира-

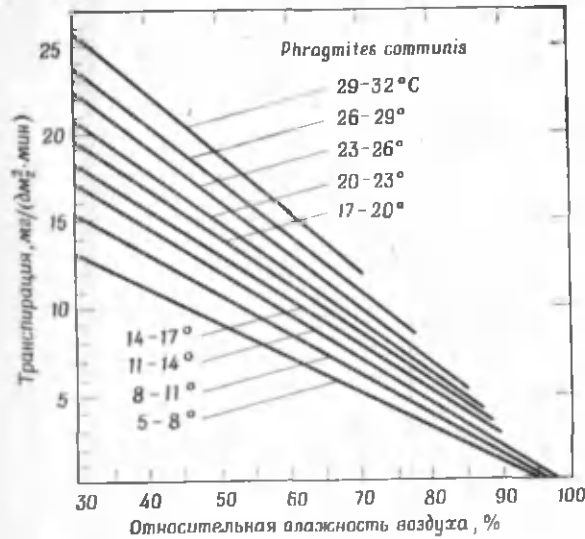


Рис. 128. Влияние относительной влажности и температуры воздуха на неограниченную транспирацию листьев тростника (дм² означает, что учитывались отдельно обе поверхности листьев). (По Tuschl, из Bugian, 1973.)

цию в соответствии с потребностями своего водного обмена. Изменения ширины устьичных щелей можно определять методом порометрии. Диффузионная порометрия, которую впервые применили А. Зейбольд и А. Бревиц, позволяет измерять устьичное сопротивление диффузии и таким образом очень точно определять состояние устьиц. При изучении физиологических процессов, регулирующих транспирацию, часто полезно бывает вместо интенсивности транспирации указывать произведение разности упругостей пара ΔS на поверхности листа и *устьичной проводимости* ($1/r_s$); проводимость листа линейно возрастает с увеличением ширины устьичных щелей (см. стр. 57).

Относительная транспирация

Участие *физиологических* регуляторных механизмов можно выявить, определив отношение интенсивности транспирации растения к интенсивности одновременно происходящего испарения с влажной поверхности. Для определения свободного испарения в экологии растений используют общепринятую испаряющую модель (эвапориметр, точнее — атмометр). Чаще всего это керамические полые тела или толстые диски из фильтровальной бумаги, поддерживаемые все время во влажном состоянии; испарение ими воды выражают в миллиграммах или миллилитрах H_2O в единицу времени на единицу поверхности (или на один диск). Атмометрические измерения пригодны только для относительного сравнения,

но не для физического анализа процессов испарения. Данные, полученные при таких измерениях, имеют особое значение для вычисления *относительной транспирации* по формуле, предложенной Б. Ливингстоном:

$$Tr_{отн} = \frac{Tr}{Эв} \quad (37)$$

где $Эв$ — испарение с влажной поверхности.

Изменения интенсивности транспирации, обусловленные регулицией ширины устьичных щелей, проявляются в том, что $Tr_{отн}$ повышается при открывании устьиц и падает при их закрывании.

Более наглядны, чем данные об относительной транспирации, графики, в которых интенсивность транспирации отнесена к соответствующим по времени и месту величинам испарения (*графики $Tr/Эв$* по А. Пизеку и Э. Картельери). Один такой график представлен на рис. 129, где также объясняется, как его следует понимать.

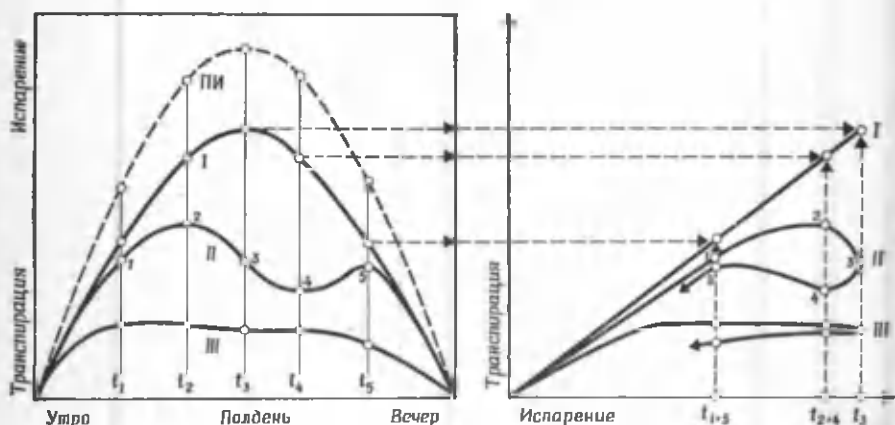


Рис. 129. Слева — схематические кривые дневного хода неограниченной транспирации хорошо обеспеченного водой растения (I), дерева с напряженным водоснабжением в полуденное время (II) и злака со скользящей регулицией устьичной транспирации (III); для сравнения приведена кривая испарения для кружка влажной фильтровальной бумаги (потенциальное испарение, ПИ). Справа — соответствующий график «транспирация — испарение». Для каждой величины эвапорации указана относящаяся к этому же времени интенсивность транспирации. При неограниченной транспирации она следует за ходом потенциального испарения (получается прямая линия). При ограниченной транспирации ее интенсивность понижается от момента t_2 к моменту t_3 , несмотря на то что эвапорация за это время увеличивается; в результате получается петля. Каждое отклонение кривой $Tr — Эв$ от диагонали указывает на устьичное регулирование транспирации. В литературе потенциальное испарение часто изображают уменьшенным в масштабе 1 : 10.

Устьичное регулирование транспирации

Движения устьиц вызываются различными внешними и внутренними факторами (см. стр. 59). Для поддержания водного баланса особенно существенно закрытие устьиц при плохом водоснабжении. При сильном освещении и соответственно высокой интенсивности фотосинтеза цепь, регулирующая приток CO_2 , сначала противодействует тенденции к закрытию устьиц, но при значительной нехватке воды верх берет регуляция водного баланса, и устьица закрываются.

Порог реакции, быстрота и эффективность устьичной регуляции зависят от вида растений и от приспособления к условиям местобитания. Деревья и теневые травянистые растения быстро суживают устьичные щели уже при небольшом водном дефиците. Светолюбивые травянистые растения сокращают свою устьичную транспирацию значительно позже, но и тогда закрытие устьиц происходит замедленно (см. рис. 144). Существует ряд мелких различий в реакции устьиц между разными видами, а также между особями одного вида. Даже у одного и того же растения разные листья ведут себя по-разному в зависимости от их развитости и положения на побеге.

После закрытия устьиц скорость потери воды определяется уровнем кутикулярной транспирации. Специфическую *эффективность процесса закрывания устьиц* можно выразить отношением между неограниченной общей транспирацией и кутикулярной транспирацией (см. табл. 34). У мягколистных растений кутикулярная транспирация составляет в среднем $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{10}$ общей транспирации, а у жестколистных — только $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{50}$.

Для более точного определения эффективности закрывания устьиц (например, для эколого-физиологической характеристики тех или иных видов растений, сортов или состояний адаптации) лучше сравнивать диффузионные сопротивления при максимально открытых и полностью закрытых устьицах, а не транспирационные показатели, зависящие от испарения. При этом оказывается, что максимальное диффузионное сопротивление листьев (когда устьица закрыты) у лиственных деревьев в 30—45 раз больше, чем минимальное (когда устьица открыты); у травянистых двудольных диффузионное сопротивление листьев увеличивается при закрытии устьиц в 10—50 раз, у злаков — в 5—15 раз.

Транспирация и CO_2 -газообмен

Через устьичный аппарат, где происходит диффузия водяного пара и CO_2 , транспирация и усвоение углерода связаны друг с другом. Чтобы получать CO_2 , растение вынуждено отдавать воду, а уменьшение потери воды снижает и приток CO_2 .

Условия диффузии для обоих обменных процессов неодинако-

вы. Градиент концентрации CO_2 между наружным воздухом и хлоропластами гораздо менее крут, чем градиент упругости водяного пара между внутренней средой листа и атмосферой, если только наружный воздух не насыщен влагой. При температуре 20°C и относительной влажности воздуха 50% градиент водяного пара примерно в 20 раз больше градиента CO_2 . Из-за одного этого испарение воды идет гораздо интенсивнее, чем поглощение CO_2 . Кроме того, небольшие молекулы H_2O диффундируют в 1,56 раза быстрее, чем более крупные молекулы CO_2 . Существенно различаются и пути диффузии. Для CO_2 , которая должна пройти до хлоропластов, этот путь длиннее и к тому же затруднен тем, что передвижение CO_2 в растворе происходит чрезвычайно медленно. Отношение транспирации к фотосинтезу (Тр/Ф) всегда сдвигается

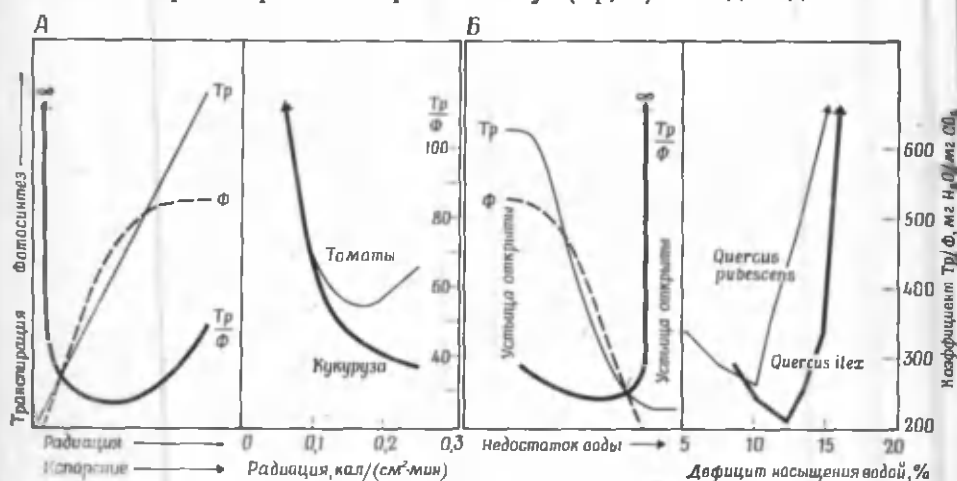


Рис. 130. Зависимость транспирации (Тр), фотосинтеза (Ф) и коэффициента Тр/Ф от освещенности, испаряющей способности воздуха и водоснабжения.

А. При увеличении освещенности открываются устьица и, кроме того, возрастает испаряющая способность. Транспирация усиливается неограниченно, а фотосинтез — только до светового насыщения, которое у C_3 -растений наступает раньше, чем у C_4 -растений. При интенсивности радиации немного ниже области светового насыщения коэффициент Тр/Ф понижается до минимума. Модель (приложимая для C_3 -растений) по De Wit (1958), коэффициенты Тр/Ф для томатов и кукурузы по Barrs (1966).

Б. Сокращение транспирации и фотосинтеза при возрастающем недостатке воды, который ведет к закрытию устьиц. Коэффициент Тр/Ф особенно низок тогда, когда устьица уже не открываются полностью, а всегда несколько сужены, т. е. в начале вызванного подсыханием процесса закрытия устьиц. При этом между разными видами (листопадным дубом пушистым, *Quercus pubescens*, и вечнозеленым каменным дубом, *Quercus ilex*) могут проявляться отчетливые различия. При закрытых устьицах коэффициент Тр/Ф возрастает до бесконечности, так как при этом фотосинтез полностью подавлен, а транспирация в форме ее кутикулярного компонента еще продолжается. (Модель оригинальная, числовые данные по Larcher, 1960.)

при изменении условий диффузии обоих газов. При открытых устьицах диффузионные сопротивления внутри листа (и прежде всего сопротивление карбоксилирования) в большей степени ограничивают поглощение CO_2 , чем транспирацию. При закрытых устьицах поглощение CO_2 заблокировано, тогда как вода все-таки испаряется через кутикулу, так что коэффициент Tr/Φ возрастает до бесконечности. Наиболее благоприятный компромисс между потерей воды и поглощением CO_2 достигается при умеренном сужении устьиц. На это указывает не только световая кривая, но и величина Tr/Φ при начинающемся подсыхании: коэффициент Tr/Φ снижается до минимума, когда оба процесса газообмена уже несколько ограничены (рис. 130). В естественных условиях расход воды для фотосинтетического усвоения углерода меньше всего в ранние утренние часы, так как фотосинтез возрастает быстрее, чем транспирация. С прогрессирующим нагреванием и снижающейся влажностью воздуха потеря воды увеличивается больше, чем поглощение CO_2 , и коэффициент Tr/Φ становится высоким.

Главная проблема газообмена, как ее сформулировал О. Штоккер, состоит в лавировании между жаждой и голодом. Некоторые растения могут лучше решать эту проблему, и в сухих местообитаниях они более конкурентоспособны. В сельском и лесном хозяйстве, где стремятся получить как можно больше продукции, также важно знать отношение между расходом воды и продукцией.

Таблица 35. Средний расход воды при накоплении сухого вещества (в граммах транспирированной воды на 1 г образованного сухого вещества) (из Stocker, 1929; Polster, 1967; Black, 1971; Szarek, Ting, 1975)

<i>C₃-растения</i>			
<i>Травянистые растения</i>		<i>Хвойные деревья</i>	
Рис	680	Сосна	300
Рожь	630	Лиственница	260
Овес	580	Ель	230
Пшеница	540	Дугласия	170
Ячмень	520		
Люцерна	840	<i>C₄-растения</i>	
Фасоль	700	Кукуруза	370
Кленер мясо-красный	640	Просо	300
Картофель	640	Амарант	300
Подсолнечник	600	Портулак	280
Арбуз	580		
Хлопчатник	570	<i>Сам-растения</i>	
		На свету	150—600
<i>Лиственные деревья</i>		В темноте	25—150
Дуб	340		
Береза	320		
Бук	170		

Это отношение можно выразить в виде *транспирационного коэффициента* (Тр/Ф) или *продуктивности транспирации*; в первом случае указывается, сколько воды было израсходовано растением или растительным сообществом в течение вегетационного периода на единицу веса выработанного сухого вещества, во втором — количество накопленного сухого вещества на 1 л испаренной воды. Потребность в воде на образование единицы сухого вещества неодинакова у разных видов и сильно зависит от условий местообитания и сомкнутости фитоценоза. Некоторые данные такого рода приведены в табл. 35. Они позволяют точно определять потребность в орошении сельскохозяйственных культур в засушливых районах.

ВОДНЫЙ БАЛАНС РАСТЕНИЯ

Водный баланс растения определяется разностью между поглощением воды и ее расходом:

$$\text{Водный баланс} = \text{Поглощение воды} - \text{Транспирация.} \quad (38)$$

Транспирация рассматривается здесь как статья расхода водного баланса, а не как физический процесс. Поэтому количество израсходованной воды относят не к единице поверхности, а к единице массы. В качестве последней чаще всего используют сырой вес; лучше было бы относить скорость поглощения и транспирации воды к количеству воды, содержащейся в растении, и указывать оборот воды в миллиграммах испаренной H_2O на 1 г H_2O растения. Оборот воды показывает, сколько промилле содержащейся в растении (в листе) воды теряется в единицу времени (минуту, час, день) и должно быть возмещено, чтобы водный баланс оставался уравновешенным.

Иногда отношение между потерей воды и ее поступлением выражают также в виде *коэффициента водного баланса*, который, однако, менее нагляден, чем разность между двумя определяющими величинами водного обмена.

Водный баланс остается уравновешенным только в том случае, если поглощение, проведение и расходование воды гармонично согласованы друг с другом. Он становится отрицательным, как только поступление воды перестает покрывать ее потерю в результате транспирации. Если вследствие дефицита воды устьичные отверстия суживаются и транспирация снижается при прежнем уровне поглощения воды, то баланс выравнивается, после чего на некоторое время становится положительным. Таким образом, водный баланс постоянно колеблется, отклоняясь то в положительную, то в отрицательную сторону, причем необходимо различать кратковременные колебания и длительные нарушения баланса. В кратковременных колебаниях проявляется действие различных механизмов, регулирующих водный обмен, прежде всего движе-

ний устьиц (рис. 131). Более сильные отклонения претерпевает водный баланс в течение суток, особенно при смене дня и ночи. Днем в естественных условиях почти всегда происходит ухудшение водного баланса, который вновь выравнивается только вечером или ночью, если только запас воды в почве достаточен для этого. В засушливые периоды водный баланс за ночь восстанавливается

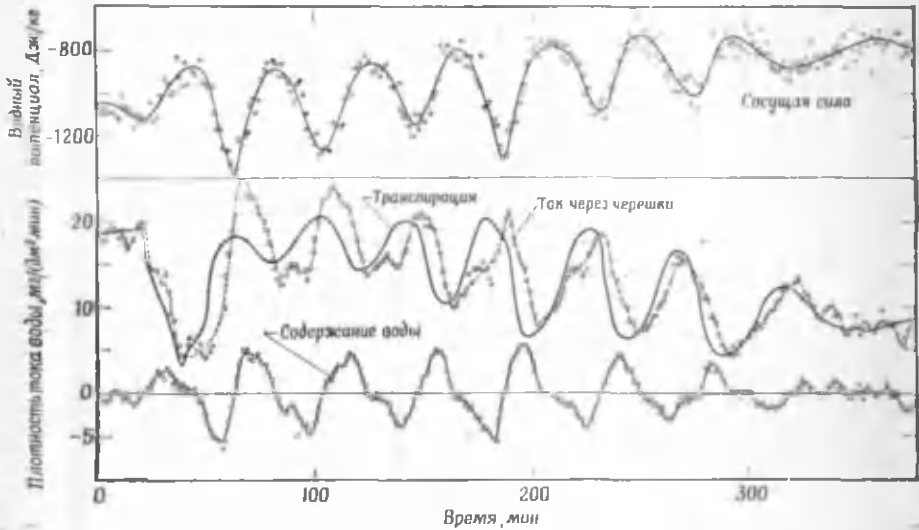


Рис. 131. Кратковременные колебания водного баланса и сосущей силы листьев хлопчатника. Во время фазы усиленной транспирации содержание воды в листьях падает, а сосущая сила возрастает (водный потенциал становится более отрицательным). Скорость тока воды через черешки листьев изменяется в направлении, противоположном колебаниям сосущей силы. Кратковременные колебания транспирации вызываются изменениями ширины устьичных щелей. (Lang, Klepper, Cumpling, 1969.)

уже не полностью, дефицит растет изо дня в день до выпадения следующего дождя; таким образом, водный баланс подвержен и сезонным колебаниям.

Определение водного баланса

Водный баланс можно вычислить, если количественно определены поглощение воды и транспирация. Это может быть сделано в лаборатории путем потометрических измерений, но в открытом грунте возникают такие большие методические трудности при определении поглощения воды, что предпочитают определять баланс косвенно, по его влиянию на содержание воды или на ее состояние в растении. Отрицательный водный баланс всегда проявляет-

ся в уменьшении оводненности тканей и водного потенциала в них. Эти изменения наступают сначала в листьях — местах самого сильного испарения и к тому же органах, наиболее удаленных от корней.

Изменения содержания воды как показатель баланса. Ухудшение водного баланса можно установить путем периодических определений содержания воды в листьях и других частях побегов. Соответствующее фактическое содержание воды ($W_{\text{факт}}$) должно быть, конечно, отнесено к какой-то стандартной величине, характеризующей определенное состояние водного обмена. Такой величиной может быть, например, содержание воды в листьях в состоянии насыщения (W_s). Содержание воды в определенный момент наблюдений можно выразить в процентах от ее содержания при полном насыщении клеток [*относительная тургесцентность* по П. Уидерли (Weatherley)] или в виде *дефицита насыщения водой* (по О. Штоккеру). Дефицит насыщения водой (ДНВ) показывает, сколько воды недостает ткани до полного насыщения:

$$\text{ДНВ} = \frac{W_s - W_{\text{факт}}}{W_s} \cdot 100 (\%). \quad (39)$$

Дефицит насыщения водой при отрицательном балансе становится больше, а относительная степень насыщения водой (относительная тургесцентность) — меньше.

Изменения водного потенциала. Колебания содержания воды всегда отражаются на концентрации клеточного сока и на сосущей силе клеток. *Потенциальное осмотическое давление*, составляя часть водного потенциала клетки, уже в какой-то мере указывает на изменения водного баланса. При отрицательном водном балансе потенциальное осмотическое давление повышается. Абсолютные значения π^* различны в зависимости от вида растения, его жизненного состояния, фазы развития и от ткани. Колебания потенциального осмотического давления также видоспецифичны. Оптимумом $\pi_{\text{опт}}$ считают потенциальное осмотическое давление при уравновешенном водном балансе, а осмотическим максимумом π_{max} — величину, наблюдавшуюся в природе при самой сильной засухе. Существуют растения, которые переносят без ущерба изменения осмотического давления в широком диапазоне (*эвригидрические виды*). В противоположность этому у *стеногидрических* видов жизненные функции нарушаются уже при незначительном повышении потенциального осмотического давления. Для того чтобы получить наглядное представление о водном обмене растений разных климатических зон и местообитаний, можно, как это сделал Г. Вальтер, построить диаграмму значений π^* в их полной вариационной амплитуде в виде осмотических спектров. При этом выявляются экологические группировки видов (рис. 132).

Еще лучше, чем потенциальное осмотическое давление, отражает изменения водного баланса *сосущая сила*. Напряженность баланса тотчас же приводит к потере тургора и заметно повышает сосущую силу, тогда как осмотическое давление нарастает вначале медленно. Прежде всего при небольшом водном дефиците $\Delta\Pi$ изменяется сильнее, чем π^* , и в этом случае сосущая сила (определяемая чаще всего по натяжению ксилемы) служит наиболее чувствительным показателем баланса. Поэтому колебания сосущей

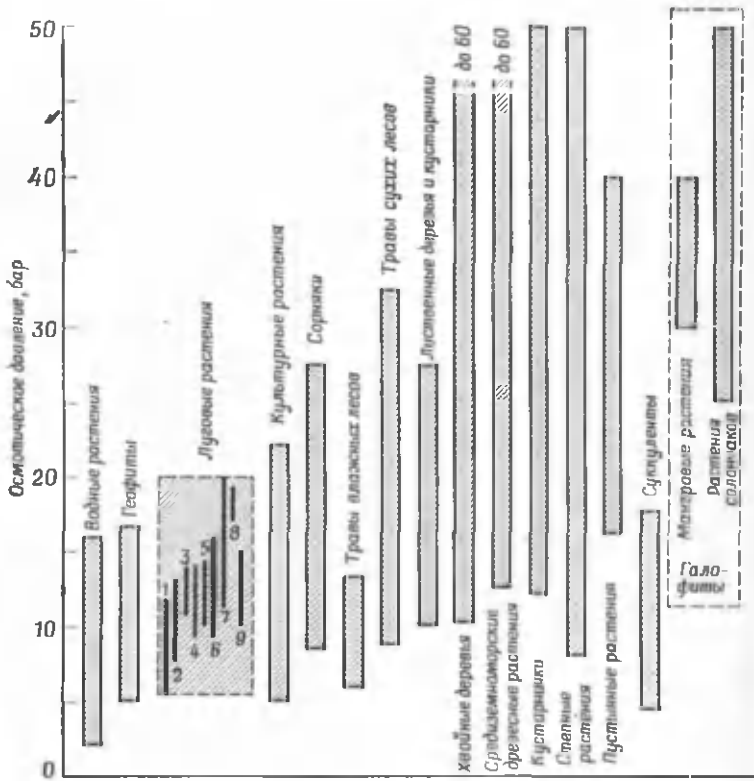


Рис. 132. Диапазоны величин потенциального осмотического давления сока, отжатого из листьев растений разных экологических типов (*осмотические спектры*). На примере луговых растений показано, что нужно понимать под диапазоном осмотических давлений у той или иной группы растений: это амплитуда между самой низкой и самой высокой из найденных осмотических величин отдельных видов, относящихся к данной экологической группе. 1 — *Polygonum bistorta*; 2 — *Taraxacum officinale*; 3 — *Galium mollugo* и *Campanula rotundifolia*; 4 — *Achillea millefolium*; 5 — *Tragopogon pratensis*; 6 — *Poa pratensis*; 7 — *Melandrium album*; 8 — *Cynodon dactylon* и *Lolium perenne*; 9 — *Arrhenatherum elatius*. (Walter, 1960.)

Таблица 36. Сосушая сила и потенциальное осмотическое давление в побегах разных растений в их естественных местообитаниях, по результатам измерений Walter, 1960, и Scholander et al., 1965 (из Bannister, 1976)

Группа растений	Сосушая сила, бар	Осмотическое давление, бар
Водные растения	2—12	4—16
Листопадные деревья	9—23	10—28
Хвойные	5—60	10—60
Жестколистные кустарники	22—80	12—60
Галофиты	24—60	12—50

силы, представляющие собой прямую реакцию побега на недостаточное водоснабжение, всегда больше, чем колебания осмотического давления (табл. 36).

Основные типы водного баланса

В каждой климатической зоне и в каждом местообитании растут рядом друг с другом растения с совершенно разным водным обменом. Их можно отнести к двум основным типам: гидростабильному (изогидрическому) и гидролабильному (анизогидрическому) (рис. 133).

Гидростабильные виды сохраняют свой баланс в течение всего дня достаточно выравненным, так как их устьица очень чутко реагируют на водный дефицит и так как эти растения обладают, как правило, обширной корневой системой с хорошей водопроницаемостью. Стабилизации баланса способствуют также резервы воды в запасующих органах, в корнях, в древесине и коре стеблей и в листьях. Гидростабильны деревья, многие злаки, теневые растения и суккуленты. Гидростабильные виды часто бывают стеногидрическими, но это не обязательно.

Гидролабильные виды подвергаются опасности больших потерь воды и сильного повышения концентрации клеточного сока. Их протоплазма должна быть способна переносить без ущерба быстрые и значительные колебания гидратуры. Поэтому гидролабильные листовидные растения — всегда в то же время и эвригидрические. Гидролабильны многие травянистые растения солнечных местообитаний, а также пойкилогидрические растения.

КОНСТИТУЦИОННЫЕ ТИПЫ ВОДНОГО ОБМЕНА

Деревья. Взрослые деревья с их обширной испаряющей поверхностью и длинным путем воды от корней к листьям обладают именно такой организацией, при которой растение не может допу-

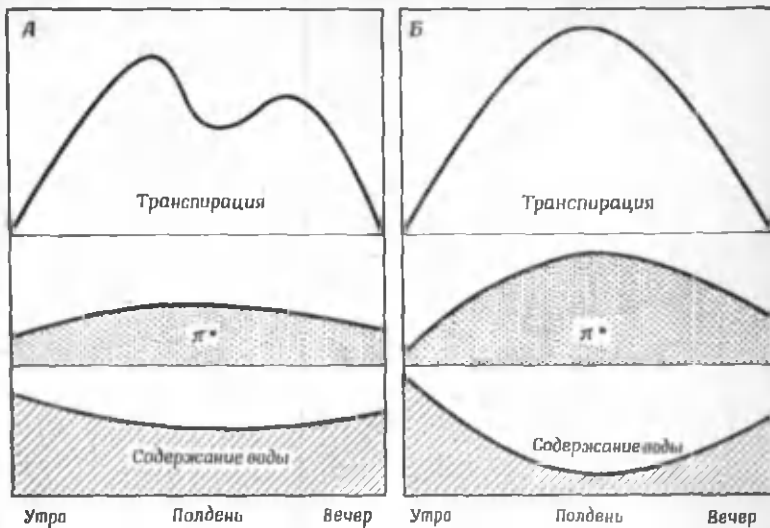


Рис. 133. Схема типов водного обмена по Бергеру — Ландефельдту. *Изогидрический* тип (А) избегает резких дневных колебаний содержания воды и потенциального осмотического давления благодаря своевременному устьичному регулированию потери воды. *Анизогидрический* тип (Б) ограничивает транспирацию только при крайней сухости и «идет на риск» сильного напряжения водного баланса, что проявляется в больших дневных колебаниях осмотического давления и содержания воды в тканях. (Stocker, 1956.)

скасть больших потерь воды, а должно с самого начала противодействовать отклонению водного баланса от равновесия. Вся крона может беспрепятственно транспирировать только в пасмурные или сильно облачные дни, когда водоснабжение обеспечено. В солнечные же дни, по крайней мере в полуденные часы, всегда бывают затруднения в поступлении воды, так что замыкающие клетки устьиц, у большинства деревьев реагирующие даже на очень небольшой дефицит насыщения водой, временно сокращают потерю влаги. Позднее, когда баланс восстанавливается, устьица снова открываются и транспирация возрастает (см. рис. 129, Б и 134). *Полуденное снижение транспирации* — характерная физиологическая реакция деревьев в ясные дни. При большом дефиците воды послеполуденный подъем транспирации может быть выражен слабее или совсем отсутствовать. Реакции, способствующие экономии воды, наступают в кроне дерева не одновременно во всех ее частях, а в определенном порядке: раньше и сильнее всего транспирация снижается в затененных участках кроны, затем в ее основании, а позже всего ограничивают испарение верхушечные листья. В соответствии с этим повышение сосущей силы в освещенной верхушке происходит более резко, чем в затененных частях кроны,

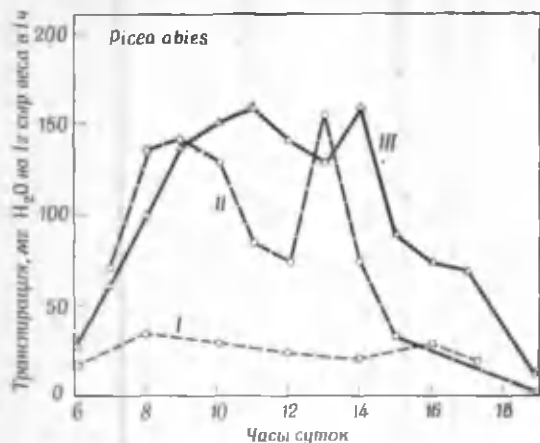


Рис. 134. Изменение транспирации побегов ели в солнечный августовский день после предшествовавшей сухости. При недостаточном водоснабжении сначала снижают потерю воды теневые побеги у основания кроны (I), затем освещенные солнцем побеги нижнего края кроны (II) и, наконец, освещенные солнцем верхушечные побеги (III). (Pisek, Tranquillini, 1951.)

и поэтому верхушка получает преимущество в снабжении водой (рис. 135). Суточные колебания потенциального осмотического давления у деревьев очень невелики, их амплитуда обычно не превышает 3 бар; это означает, что, несмотря на увеличение сосущей силы в течение дня, в самой протоплазме не происходит слишком больших колебаний гидратуры. Не все деревья одинаково гидро-

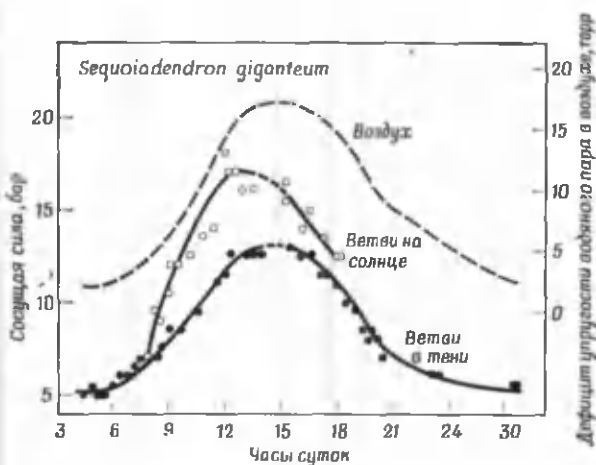


Рис. 135. Суточные изменения сосущей силы ветвей мамонтова дерева на высоте 7 м (по измерениям давления). С увеличением дефицита упругости водяного пара в воздухе в первую половину дня сосущая сила ветвей возрастает, причем у освещенных солнцем ветвей быстрее, чем у затененных. С уменьшением дефицита упругости водяного пара в послеполуденные часы и вечером водный баланс восстанавливается и сосущая сила вновь понижается; однако до минимума она падает только перед рассветом. (Richter, Halbwachs, Holzer, 1972.)

стабильны. Очень уравновешенный водный режим характерен для хвойных деревьев, теневыносливых древесных пород и некоторых светолюбивых, например дуба. Однако есть деревья (некоторые виды ясеня и др.), которые ведут себя не так осторожно; поэтому в засушливые периоды листья у них преждевременно засыхают.

Травянистые двудольные. У травянистых растений встречаются все переходы между гидростабильностью и крайней гидролабильностью. Многообразие типов особенно отчетливо обнаруживается в солнечных и предрасположенных к почвенной засухе местах; ряд примеров приведен на рис. 136.

При более или менее достаточном водоснабжении многие двудольные неограниченно транспирируют в течение всего дня, следуя за ходом испаряемости (см. рис. 129, А). Наряду с этим есть

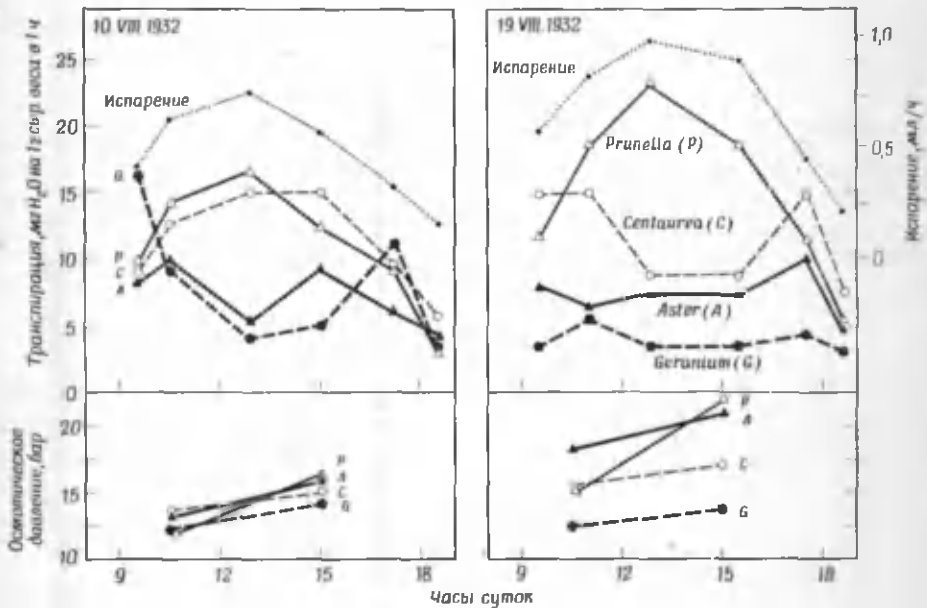


Рис. 136. Изменения транспирации и потенциального осмотического давления на протяжении дня у различных растений в ксеротермическом местообитании в начале засушливого периода и после 9 дней засухи. *Prunella grandiflora* — мелкоукореняющееся растение, которое лишь незначительно сокращает транспирацию и поэтому испытывает сильную напряженность водного баланса; *Centaurea scabiosa* укореняется не очень глубоко и сокращает устьичную транспирацию только при значительном ухудшении водоснабжения; *Aster amellus* тоже укореняется не так глубоко, но очень чутко реагирует на нарушение водного баланса и быстро сокращает транспирацию; *Geranium sanguineum* — мелкоукореняющееся растение, которое уже при самом незначительном напряжении водного баланса быстро суживает устьичные щели и благодаря этому даже после многодневной засухи в значительной мере избегает повышения потенциального осмотического давления. (Müller-Stoll, 1935.)

виды, у которых, как и у деревьев, наблюдается полуденное снижение транспирации или же вообще их устьица широко открываются только утром и поздно вечером. Столь расточительную транспирацию, свойственную первой из этих двух групп растений, могут осуществлять только те виды, которые или благодаря мощной корневой системе извлекают достаточно много воды и быстро доставляют ее листьям, или выносят сильное обезвоживание. Потенци-

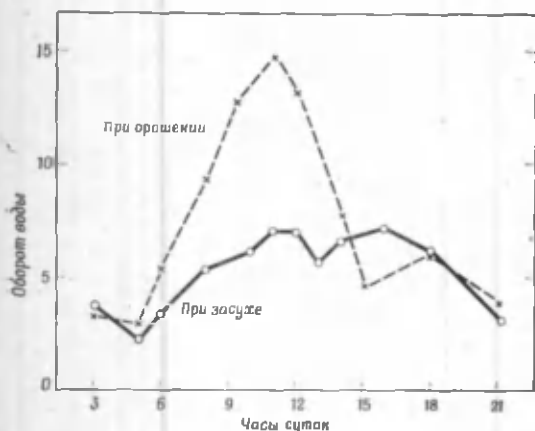


Рис. 137. Суточные изменения транспирации степного злака *Stipa joannis* во время засушливого периода в июле; для сравнения показана также транспирация искусственно орошаемых растений. Транспирация представлена здесь в виде скорости оборота воды (количество воды, транспирированной за 1 ч, в промилле от содержания воды в листьях). (Rychnovská, 1965.)

альное осмотическое давление повышается у них в течение дня на 3—6 бар. Такие виды можно часто встретить среди светолюбивых трав (см. рис. 144).

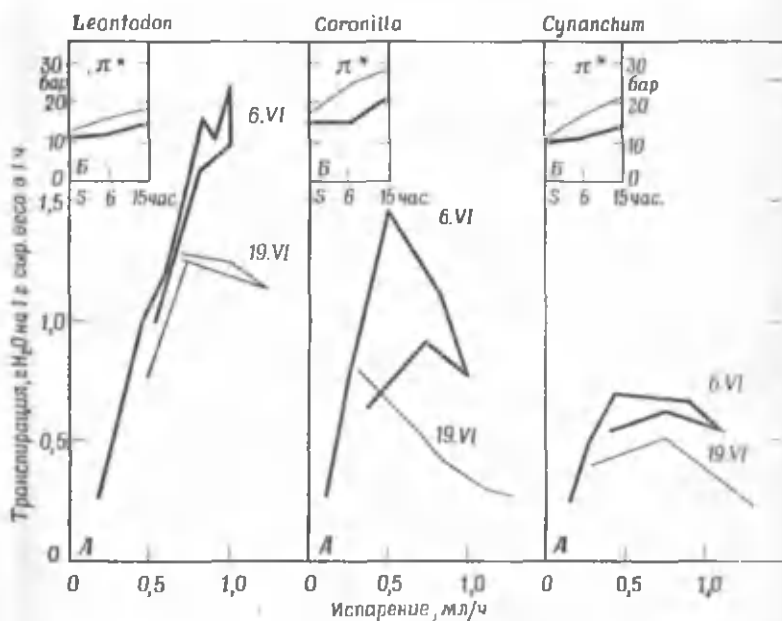
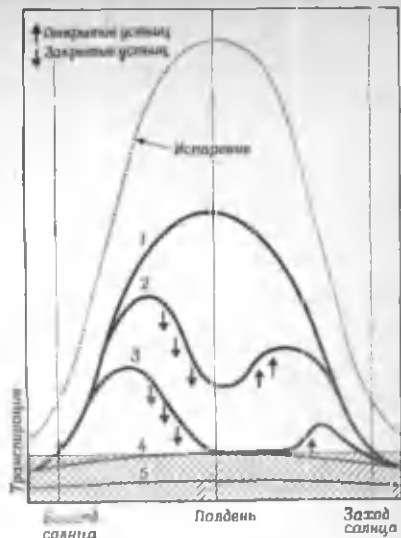
Злаки. Среди злаков есть и гидростабильные, и гидролабильные виды. Устьичный аппарат гидростабильных злаков чрезвычайно чутко реагирует на первые симптомы напряженности водного баланса. Благодаря скользящему сужению устьичных щелей транспирация сокращается утром так рано, что резкая полуденная депрессия часто оказывается ненужной (рис. 129, III и 137). У злаков саванн к началу засушливого периода подвижность устьиц в связи со старением листьев утрачивается, и злаки постепенно теряют контроль над своим водным балансом. Несмотря на сухость почвы, они продолжают беспрепятственно транспирировать до тех пор, пока листья не засохнут.

ВОДНЫЙ ОБМЕН В ЗАСУШЛИВЫЕ ПЕРИОДЫ

Ограничение потерь воды во время летней засухи

Если в течение нескольких недель или месяцев не выпадает ни одного дождя, то запасы воды в почве постепенно иссякают, водный баланс прогрессивно ухудшается и растения всё больше со-

Рис. 138. Изменение дневного хода транспирации при все более затрудненном водоснабжении (схема). Стрелками показаны движения устьиц, вызываемые изменением водного баланса. Область исключительно кутикулярной транспирации заштрихована. 1 — неограниченная транспирация; 2 — полуденное снижение транспирации в результате реакции устьиц; 3 — полное закрытие устьиц в полуденное время; 4 — полное выключение устьичной транспирации (устьица постоянно закрыты, остается только кутикулярная транспирация); 5 — сильно пониженная кутикулярная транспирация вследствие отбухания мембран. (Stocker, 1956.)



крашают расход воды, открывая свои устьица менее широко и на менее продолжительное время. Это можно видеть на рис. 138: сначала транспирация снижается только в самые жаркие часы, затем исчезает послеполуденный подъем транспирации и, наконец, устьица открываются только утром. На последующей стадии растения транспирируют только через кутикулу. Благодаря этому поддерживается водный баланс. На рис. 136 и 139 представлено действие многонедельной летней засухи на растения ксеротермических местообитаний Центральной Европы. В этих условиях начинают более экономно расходовать воду и те травянистые двудольные, которые раньше могли беспрепятственно транспирировать весь день (рис. 136). Глубокоукореняющиеся растения иногда еще могут некоторое время щедро расходовать воду (*Leontodon* на рис. 139). Виды, с самого начала сберегающие воду, после многонедельной засухи держат свои устьица почти все время закрытыми.

Растения резко выраженных засушливых областей (пустынь и полупустынь) образуют, как правило, глубокую корневую систему и поэтому не так быстро бывают вынуждены радикально ограничивать транспирацию, как травянистые растения других ме-

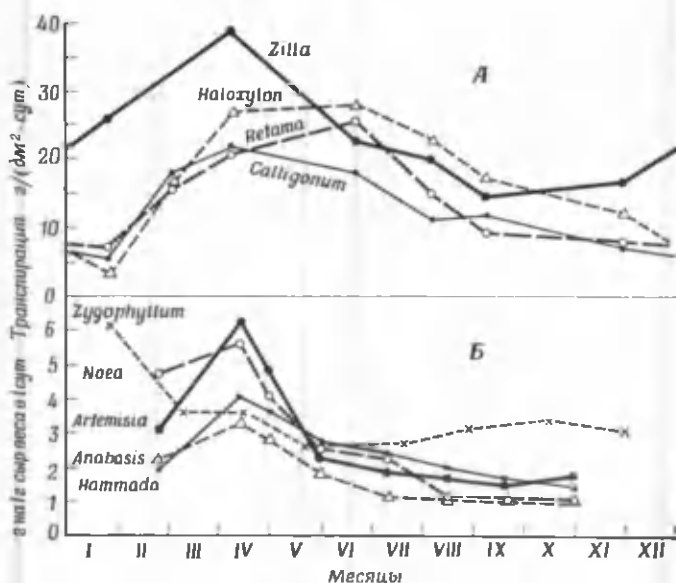


Рис. 140. Годовой ход транспирации у пустынных растений. А. Кустарники с прутьевидными безлистными ветками. Б. Полукустарники и кустарнички. Во время летней засухи транспирация снижается до $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{6}$ наивысшей величины, наблюдаемой в период дождей и вскоре после него в конце зимы и весной. (По Zohary и Orshan, из Stocker, 1974.)

Таблица 37. Суточная сумма транспирации древесных растений периодически засушливых районов при хорошем водоснабжении и во время засухи при местных условиях испарения

Растения	Суточная сумма транспирации, г/(дм ² ·сут) ¹⁾		Остаточная транспирация при засухе, %	Источник данных
	дождливый период	засушливый период		
Средиземноморский маквис				
<i>Quercus ilex</i>	9,5	1,0	11	Rouschal, 1938
<i>Laurus nobilis</i>	3,3	0,5	15	
<i>Olea europaea</i>	10,0	2,8	28	
Жестколистные древесные растения Юго-Западной Австралии				
<i>Acacia acuminata</i>	12,4 ¹⁾	2,9 ¹⁾	23	Hellmuth, 1971 Grieve, Hellmuth, 1968
<i>Acacia craspedocarpa</i>	18,6 ¹⁾	3,9 ¹⁾	21	
<i>Banksia menziesii</i>	7,4	0,6	8	
Австралийские сухие заросли кустарника				
<i>Hakea preissii</i>	19,8	13,4	68	Hellmuth, 1971
<i>Eremophila miniala</i>	33,3	17,9	54	
Пустынные растения				
<i>Nitraria retusa</i>	19,1	15,0	78	Stocker, 1970
<i>Smirnovia turkestanica</i>	(1,075) ²⁾	(0,452) ²⁾	(42)	
<i>Ammodendron conollyi</i>	(0,876) ²⁾	(0,569) ²⁾	(65)	Коккина, 1935
<i>Haloxylon aphyllum</i>	(0,305) ²⁾	(0,162) ²⁾	(53)	
<i>Salsola subaphylla</i>	(0,073) ²⁾	(0,042) ²⁾	(58)	

¹⁾ г H₂O на 1 г сухого веса в сутки.

²⁾ Транспирация в утренние часы (г H₂O на 1 г сырого веса в 1 ч).

³⁾ дм² означает, что учитывается площадь обеих сторон листа.

стообитаний. Несмотря на это, листья деревьев и кустарников в областях с периодической сухостью расходуют во время летней засухи только $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{3}$ того количества воды, которое они теряют во влажное время года (табл. 37 и рис. 140).

Зимняя засуха

Недостаток воды может наступать и зимой и даже вызывать повреждения, если водоснабжение нарушается продолжительными морозами. В областях с долгой и холодной зимой (горы, субарктика) поверхностные слои почвы остаются замерзшими в течение

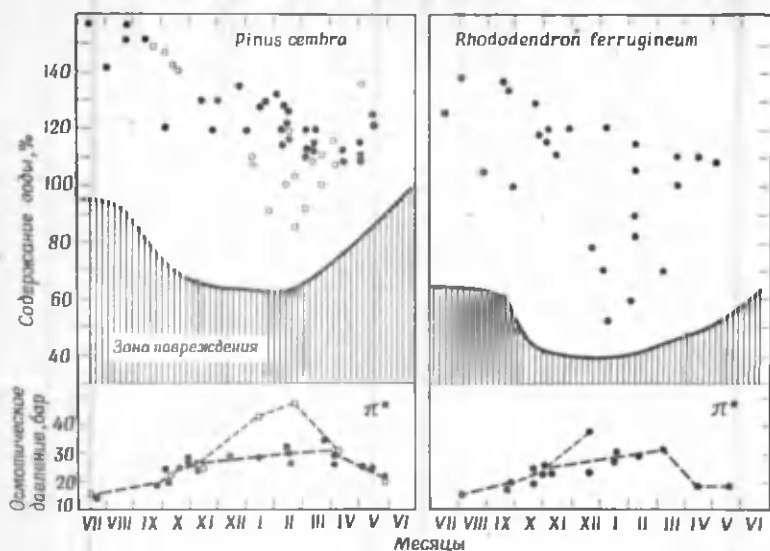


Рис. 141. Содержание воды (в процентах к сухому весу), потенциальное осмотическое давление и устойчивость к подсыханию хвои кедровой сосны и листьев рододендрона на границе альпийских лесов. Белые кружочки для кедровой сосны относятся к маленьким (до 2 м высоты) деревьям, черные — к взрослым деревьям. Хвоя кедровой сосны и листья рододендрона приобретают с началом зимнего покоя большую протоплазматическую устойчивость к высыханию, которая вновь утрачивается только весной с началом вегетации. Когда в конце зимы почва еще не оттаяла, а солнце уже сильнее прогревает находящиеся над снегом ветки, содержание воды в листьях рододендрона и в маленьких деревьях кедровой сосны снижается почти до угрожающего уровня, а иногда и ниже этого уровня. Более крупные деревья благодаря запасам воды в стволе подвергаются меньшей опасности, чем молодой подрост и кустарники. (По данным Cartellieri, Pisek; Cartellieri, Pisek, Sohm; Cartellieri, Ulmer, Pisek; Schiessl, Larcher, Tranquillini; из Larcher, 1972.)

нескольких месяцев; замерзают и проводящие пути в побегах и корнях (при температурах ниже -2°C вода в сосудах и трахеидах замерзает). Несмотря на это, ветви, находящиеся выше снежного покрова, теряют воду, и водный баланс все более ухудшается. Самое трудное время наступает в конце зимы, когда почва еще не оттаяла, а солнце уже сильнее нагревает ветви и ускоряет транспирацию (рис. 141).

ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ

Засухоустойчивость — это способность растений переживать засушливые периоды. Такая устойчивость является комплексным свойством. Шансы растения пережить крайнюю засуху будут тем

лучше, чем дольше может быть отсрочено опасное уменьшение гидратуры протоплазмы (способность избегать высыхания) и чем больше может протоплазма обезвоживаться без повреждения (способность к высыханию, или устойчивость к высыханию).

В английской литературе первую из этих способностей называют (по Дж. Левитту) *drought avoidance*, а вторую *drought tolerance*. У листостебельных растений способность к высыханию очень невелика, и видовые различия в засухоустойчивости следует объяснять прежде всего неодинаковой эффективностью механизмов, позволяющих избегать высыхания.

Избегание высыхания

Избегать высыхания помогают все механизмы, с помощью которых растению удастся при сухости воздуха и почвы сохранять как можно дольше хорошее состояние воды в тканях. Это достигается

- 1) более эффективным поглощением воды из почвы — путем повышения сосущей силы и расширения корневой системы;
- 2) уменьшением потери воды благодаря своевременному закрытию устьиц, эффективной защите от кутикулярной транспирации и уменьшению транспирирующих поверхностей;
- 3) запасанием воды и повышением способности проводить воду.

Благодаря быстрому росту в глубь почвы или через трещины в скальном грунте корни проникают в горизонты, еще содержащие влагу, за счет которой растения могут жить в течение длительного времени. Молодые растения древесных пород, возникшие из семян, развивают в сухих областях стержневые корни, длина которых в 10 раз превышает длину побега; злаки образуют густую корневую систему наподобие войлока, а их нитевидные корни также продвигаются на метровую глубину. Соотношение между массой побегов и массой корней тем больше смещается в пользу корней, чем сильнее растения в данной местности подвергаются действию засухи (см. табл. 9). Положение становится критическим, когда для распространения корневой системы не хватает места. Поэтому на маломощных почвах засуха особенно опасна для растений с экстенсивной корневой системой (прежде всего для древесных пород). Аналогичные проблемы встречаются при искусственном озеленении плоских крыш, участков над туннелями и т. п. Для озеленения зданий даже во влажных областях подходят только засухоустойчивые растения, которые обходятся небольшим запасом воды в ограниченном объеме насыпного грунта.

При плохом водоснабжении образуются, как правило, более мелкие, сильнее рассеченные и более жесткие листья (*ксероморфность*). Жилкование листьев гуще, устьица расположены ближе

друг к другу, наружные стенки клеток эпидермиса усилены кутикулой. Большое значение имеет уменьшение транспирирующей поверхности. Так как испарение воды пропорционально площади листьев, то развитие небольшой поверхности помогает сберегать запасы воды в побеге.

Отношение между транспирирующей поверхностью и запасом воды в тканях оценивают по развитию поверхности или степени суккулентности листьев или побегов:

$$\text{Развитие поверхности} = \frac{\text{Поверхность (дм}^2\text{)}}{\text{Сырой вес (г)}}; \quad (40)$$

$$\text{Степень суккулентности} = \frac{\text{Содержание воды при насыщении (г)}}{\text{Поверхность (дм}^2\text{)}}. \quad (41)$$

Сокращение транспирирующей поверхности особенно эффективно достигается путем частичного или полного сбрасывания листьев. Различные древесные растения в засушливых областях регулярно сбрасывают свою листву во время засухи. В результате перидермальной транспирации стволы и ветви больших деревьев теряют всего лишь $\frac{1}{300}$ — $\frac{1}{3000}$ того количества воды, которое испаряет листва при хорошем водоснабжении. Кустарники с прутьевидными побегами в случае необходимости сбрасывают листья, и при этом поверхность побегов уменьшается в 3—5 раз. Сморщивание листьев и свертывание их в трубку у злаков также приводит к уменьшению транспирации (у *Stipa tenacissima* на 60%).

Изучением разнообразных форм морфологической адаптации к засухе и их экологического значения специально занимались К. Гебель, А. Шимпер и Г. Вальтер. При этом выяснилось, что не всякая «ксероморфная» структура находится в прямой причинной связи с действием засухи. Часто такого рода структуры являются специфичными видовыми признаками; нередко они возникают под влиянием других факторов среды, например низких температур или нехватки азота, как это показал экспериментальным путем И. И. Туманов. Когда ксероморфные структуры образуются в процессе развития растения как модификационные приспособления к атмосферной или почвенной засухе, то они всегда помогают растению избегать высыхания.

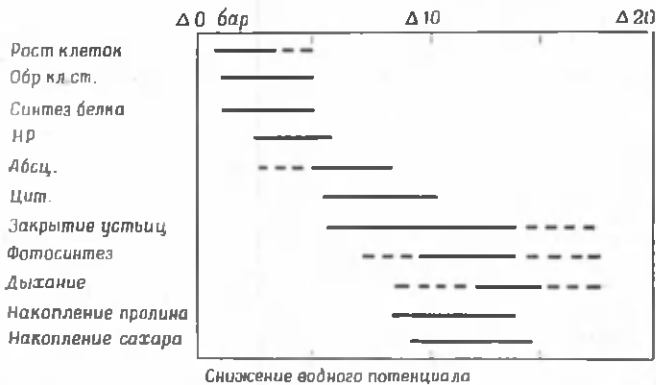
Способность к высыханию

Способность к высыханию — это видоспецифическое и способное к адаптивному изменению свойство протоплазмы переносить сильное обезвоживание. Недостаток воды приводит к прогрессирующему отбуханию протоплазмы и к повышению концентрации растворенных веществ. И то и другое ведет сначала к нарушению

функций (рис. 142), затем к их выпадению и, наконец, к повреждению протоплазматических структур, прежде всего биомембран.

Устойчивость к высыханию определяют, позволяя частям растения или кусочкам ткани без защиты от транспирации (срезам, вырезанным дискам) приходиться в равновесие с воздухом известной гидратуры. За меру устойчивости принимают самую низкую относительную влажность воздуха (или соответствующую величину сосущей силы), при которой клетки еще остаются живыми («критическая граница») или определенная доля их повреждается (например, 50% — летальность засухи ЛЗ₅₀). В литературе встречаются также данные об устойчивости, выраженные в величинах содержания воды, например данные о критическом, или сублетальном (5—10%-ное повреждение), содержании воды или водном дефиците. Такие данные при их осторожной интерпретации полезны, если нужно выявить адаптивные или сезонные изменения способности к высыханию, но их не следует использовать для сравнения разных видов, потому что на их абсолютное значение влияют анатомические особенности исследуемой пробы, например весовая доля механических элементов. В мире растений устойчивость протоплазмы к высыханию варьирует в широких пределах (табл. 38).

Виды, способные к высыханию. Во всех порядках таллофитов есть виды, способные к полному высыханию. Многие бактерии, сине-зеленые водоросли и лишайники в течение месяцев или даже лет сохраняются в воздушно-сухом состоянии, а после увлажнения



Снижение водного потенциала

Рис. 142. Чувствительность клеточных функций к недостатку воды и изменениям, происходящие в растении при подсыхании. Указаны области, в которых, как правило, проявляется отчетливый эффект. В качестве меры подсыхания использовано снижение водного потенциала по сравнению с потенциалом при хорошем водоснабжении. Обр. кл. ст. — образование клеточных стенок; НР — активность нитратредуктазы; Абсц. — увеличение содержания абсцизовой кислоты; Цит. — уменьшение содержания цитокининов. (По Hsiao, 1973, с изменениями.)

Таблица 38. Пределы устойчивости растительных клеток к высушиванию после 12—48-часового пребывания во влажных камерах с различной относительной влажностью воздуха

Растение	Еще не повреждаются при % ОВВ	Среднее повреждение при % ОВВ	Источник данных
<i>Морские водоросли</i>			
Глубоководные водоросли	99—97	}	Biebl, 1938
Водоросли линии отлива	95—86		
Водоросли литоральной зоны	86—83		
<i>Печеночники</i>			
Гигрофиты	Чаще всего 95—90	92—90	} Höfler, 1942, 1950
Мезофиты	Чаще всего 92—50	90—36	
Ксерофиты	Чаще всего (36)—0	0	
<i>Лиственные мхи</i>			
Водные мхи и гигрофиты	95—90	}	Abel, 1956
Мезофиты	Чаще всего 90—50		
Ксерофиты	Крайнее значение 10 Чаще всего 5—0		
<i>Листостебельные растения (срезы тканей)</i>			
Эпидермис листа		96—92	Ильин, 1927, 1930
Мезофилл	96	95—90	Ильин, 1927, 1930; Sullivan, Levitt, 1959
Кора корня		97—95	Parker, 1968

сразу возобновляют свою метаболическую активность (табл. 39). Некоторые из них переносят недельное пребывание в абсолютно сухом воздухе над концентрированной серной кислотой или пятикисью фосфора. К полному высушиванию способны также мицелии некоторых грибов, различные мхи и отдельные виды *Selaginella* и папоротников. Из цветковых растений лишь немногие виды способны к высушиванию; таковы, например, *Ramonda serbica* из сем. Gesneriaceae, виды *Haberlea* в районе Балкан и некоторые виды из семейств Scrophulariaceae, Myrothamnaceae, Cuperaceae и Poaceae на юге Африки.

Виды, чувствительные к высушиванию. Протоплазма большинства растений чрезвычайно чувствительна к обезвоживанию и отмирает уже при небольшом снижении гидратуры. Клетки гомойогидрических листостебельных растений погибают, если их несколько часов выдерживать без надлежащей защиты в воздухе с относительной влажностью 92—96% (что соответствует 55—110 бар); корни еще более чувствительны. В результате закаливания граница

Таблица 39. Устойчивость к высыханию различных лишайников из юго-западной Германии (по Lange, 1953)

Вид	Местообитание	Устойчивость к выдерживанию в воздушно-сухом состоянии	
		время сохранения в неповрежденном состоянии, нед.	сроки отмирания, нед.
<i>Lobaria pulmonaria</i>	Высокоствольный лес	8	38
<i>Usnea florida</i>	Высокоствольный лес	8	54
<i>Cetraria islandica</i>	Белоусник	38	54
<i>Peltigera canina</i>	Почва букового леса	38	54
	<i>Mesobrometium</i>	38	62
<i>Peltigera cylindrica</i>	Скалы (1450 м над уровнем моря)	54	69
<i>Umbilicaria pustulata</i>	Скалы (1390 м над уровнем моря)	62	94

устойчивости сдвигается лишь ненамного (3—4% ОВВ). В периоды роста клетки особенно чувствительны к обезвоживанию, тогда как во время покоя они несколько устойчивее (рис. 143, см. также рис. 141). Из таллофитов особенно чувствительны к высыханию планктонные водоросли и те бурые водоросли, которые растут так глубоко под поверхностью моря, что обычно всегда омываются водой, а также мхи: они встречаются только в условиях постоянно высокой влажности воздуха. Растения, живущие только в посто-

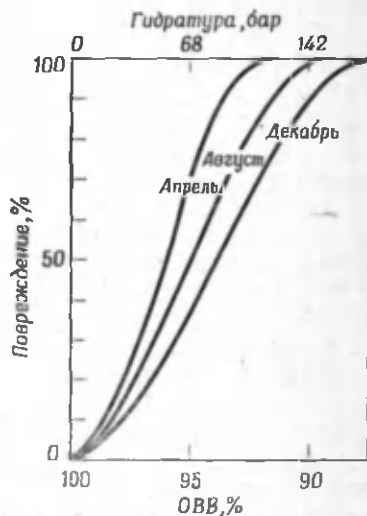


Рис. 143. Устойчивость к подсыханию коры паренхимы корней дуба *Quercus rubra* в разное время года. Для определения устойчивости к подсыханию срезы помещали в камеры с различной относительной влажностью воздуха (ОВВ) до установления равновесия. Мерой повреждения служит процент отмерших клеток в отдельных пробах по отношению к контролю при 100%-ной ОВВ, а мерой устойчивости — относительная влажность (или соответствующее значение гидратуры в барах), при которой наступает 50%-ное повреждение. (Parker, 1968.)

янно влажных местообитаниях, называют *гигрофитами*, а те, которые могут расти в сухих местах, — *ксерофитами*. Виды, не приспособленные ни к той, ни к другой крайности, относятся к категории *мезофитов*. Таковы, например, водоросли приливной зоны, которые при каждом отливе оказываются на суше и теряют много воды, прежде чем снова будут затоплены. Большинство мхов — тоже мезофиты; нередко они бывают приспособлены к очень узкой зоне гидратур, так что различные виды (даже в пределах одного рода) могут служить индикаторами условий увлажнения. Устойчивость мхов к высыханию может быть значительно повышена в результате закаливания.

Выносливость

Засуха бывает иногда такой сильной, что растения уже не в состоянии извлекать воду из почвы. Выносливость — это засухоустойчивость при полном прекращении водоснабжения. Это мера специфической способности данного вида растений сохранять запасы воды в своих побегах. По А. Пизеку выносливость вычисляют из кутикулярной транспирации ($T_{\text{кут}}$) и количества доступной воды ($W_{\text{д}}$) после закрытия устьиц и до появления первых повреждений, связанных с обезвоживанием:

$$\text{Выносливость} = \frac{W_{\text{д}}}{T_{\text{кут}}} \quad (42)$$

Эта величина показывает, сколько времени (часов, дней) листья какого-либо вида растений при данной потенциальной испаряемости остаются неповрежденными после закрытия устьиц и без поступления воды. Количество доступной воды бывает больше, если устьица закрываются уже при небольшом дефиците, если ткани могут запастись много воды и если повреждение наступает только при высоких дефицитах насыщения водой (рис. 144). Выносливость листьев зависит, таким образом, как от способности избегать высыхания, так и от степени устойчивости к высыханию. Как видно из табл. 40, среди факторов, продлевающих жизнь, наибольшую изменчивость в зависимости от вида растений обнаруживает кутикулярная защита поверхности листьев. Суккуленты обладают значительной выносливостью прежде всего благодаря своей способности запастись водой.

При длительной засухе большое значение приобретает *запасание воды в массивных органах* (в стволах и толстых ветвях деревьев, см. рис. 146; в подземных запасающих органах пустынных растений и травянистых геофитов). Благодаря передвижению воды из древесины и коры выносливость листьев 10—20-летних летнезеленых лиственных деревьев удлиняется в зависимости от густоты облиствения, толщины коры и анатомических особенностей

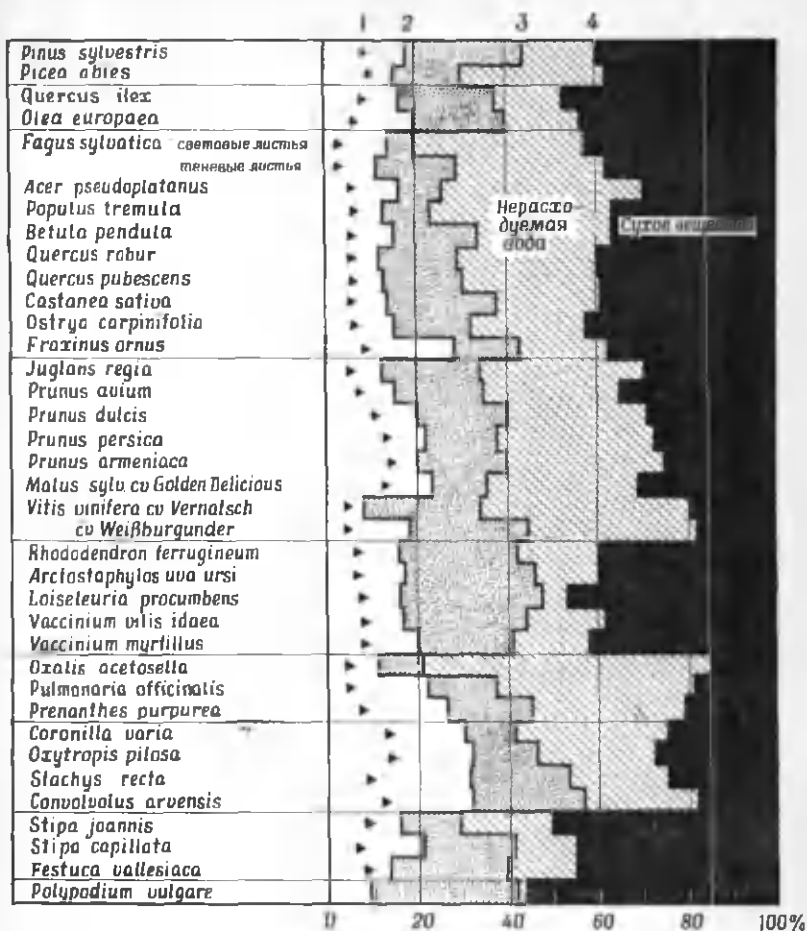


Рис. 144. Содержание воды в листьях различных растений при насыщении водой и доступность запаса воды. 1 — водный дефицит (по отношению к весу в состоянии насыщения) до начала закрывания устьиц; 2 — водный дефицит после полного закрытия устьиц; 3 — водный дефицит при появлении незначительных признаков повреждения от подсыхания (отмирание от 5 до 10% листовой поверхности); остающаяся после этого вода (3—4) является жизненно необходимой и может быть использована только при опасности серьезного повреждения от засухи («нерасходуемая вода»). Вода, которая может расходоваться после закрытия устьиц вплоть до начала повреждения (2—3), представляет собой резерв на случай засухи. Группы видов (сверху вниз): хвойные деревья, средиземноморские жестколистные породы, листопадные лесные деревья, плодовые деревья и виноград, вересковые кустарнички, тенелюбивые травы, травянистые двудольные солнечных местообитаний, степные злаки, покислогидрический папоротник. (По Pisek, Winkler, 1953, с использованием данных Boyer, 1968; Florineth, 1975; Köpfer, 1976; Kunz, 1975; Larcher, 1960; Mahlknecht, 1976; Müller, 1976; Rychnovská, Ulehlová, 1975.)

Таблица 40. Выносливость срезанных листьев разных растений при испаряющей способности воздуха 0,4 мл H₂O (вычислено из данных Pisek, Berger 1938; Pisek, Winkler, 1953; Larcher, 1960)

Растение	Выносливость		Расходование воды после закрытия устьиц (кутикулярная транспирация)		Запас воды после закрытия устьиц до появления повреждений (см. также рис. 144)	Поверхность листа, отнесенная к весу при насыщении водой	
	в часах	относительная (P/P _{max} =100)	в мг H ₂ O на 1 дм ² в 1 ч*	относительное (P/P _{max} =1)		в дм ² на 1 г*	относительная (P/P _{max} =1)
Жестколистные растения							
<i>Pinus sylvestris</i>	50	100	13	1	660	0,4	1
<i>Picea abies</i>	22	44	15	1,2	340	0,4	1
<i>Quercus ilex</i>	17	35	7	0,6	120	0,6	1,5
<i>Olea europaea</i>	11,5	23	50	3,8	570	0,5	1,2
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	9,5	19	60	4,6	560	0,5	1,2
Мягколистные растения							
<i>Asarum europaeum</i>	3,5	7	80	6,2	270	1,2	3
<i>Convolvulus arvensis</i>	2,5	5	120	9,2	305	0,8	2
<i>Fagus sylvatica</i>							
теневые листья	2,1	4	55	4,2	115	1,6	4
световые листья	0,7	1,4	90	7	60	1,4	3,5
<i>Quercus pubescens</i>	2,2	4,4	40	3	90	1,1	2,9
<i>Quercus robur</i>	1,5	3	110	8,5	160	0,9	2,3
<i>Oxalis acetosella</i>	1,2	2,4	50	3,8	60	1,8	4,5
<i>Coronilla varia</i>	0,8	1,6	190	14,5	155	0,7	1,8
<i>Pulmonaria officinalis</i>	0,5	1	250	19	130	1,2	3
<i>Impatiens noli tangere</i>	0,4	0,8	240	18,5	90	2,2	5,5
Суккуленты							
<i>Sedum maximum</i>	20	40	170	13	3300	0,12	0,03
<i>Opuntia cactinica</i>	1000	2000	1,8	0,14	20000	0,026	0,0065

*1 дм² означает, что учитывалась поверхность обеих сторон листа.

древесины в 5—10 раз, а выносливость подроста деревьев высотой 0,5—1 м в 2—3 раза. У взрослых деревьев видовые различия в отношении подсыхания листьев (рис. 144) в значительной мере сглаживаются вследствие увеличения резервов воды; решающую роль играют размеры поступления воды из древесины и коры и отношение объема листвы к объему ствола и ветвей. Передвижение воды в листья столь эффективно еще и потому, что оно используется в полной мере после закрытия устьиц, т. е. при наиболее экономном расходовании воды листьями. Напротив, у молодых растений решающее значение для выносливости при засухе имеют специфические реакции листьев, так как запасаящая способность осевых частей побегов невелика.

Напряженность засухи

Выносливость по отношению к засухе — специфический признак определенных растений; *сильно ли будут страдать от засухи отдельные растения на месте их произрастания*, зависит не только от их засухоустойчивости, но и от особенностей местообитания. Все эти условия входят в понятие напряженности засухи. По К. Хефлеру, Х. Мигшу и В. Роттенбургу этот показатель определяют путем сравнения фактического дефицита насыщения водой (ДНВ), найденного в данном местообитании, с критическим дефицитом:

$$\text{Напряженность засухи} = \frac{\text{ДНВ}_{\text{факт}}}{\text{ДНВ}_{\text{крит}}} \cdot 100 (\%). \quad (43)$$

В табл. 41 подобран ряд данных, которые показывают, что растения одного и того же вида в разных местообитаниях испытывают неодинаковое воздействие засухи и в то же время различные виды растений, произрастающие близко друг к другу, испытывают тяжесть засухи в очень разной степени — в зависимости от их экологической конституции.

Выносливость растений к засухе и напряженность засухи — величины очень существенные в связи с оценкой шансов на выживание для того или иного вида растений при недостатке воды. *Выносливость* характеризуется временем выживания и поэтому особенно подходит для измерения устойчивости растения в течение засушливого периода, так как действие засухи усиливается с увеличением ее продолжительности. Засуха — это в первую очередь проблема времени! Другая величина — *напряженность засухи* — позволяет учесть также *местные различия* условий, если сравнивают друг с другом разные экземпляры одного и того же вида; здесь находит свое отражение то, насколько изменяются запасы воды в почве и условия испарения на ограниченном участке, а сухость выступает как фактор местообитания, существенно влияющий на распределение и распространение видов.

Таблица 41. Напряженность засухи у растений

Растение	Место произрастания	Средний максимальный дефицит насыщения водой (ДНВ) в естественном месте произрастания		Источник данных
		в % от ДНВ при появлении первых признаков повреждения	в % от ДНВ при 5-10% ном повреждении	
Вечнозеленые деревья и кустарники маквиса средиземноморских областей				
<i>Olea europaea</i>	Израиль		83	Oppenheimer, 1932
<i>Pinus halepensis</i>	»		80	То же
<i>Laurus nobilis</i>	»		80	»
<i>Laurus nobilis</i>	Истрия		40	Rouschal, 1938
<i>Viburnum tinus</i>	»		70	То же
<i>Quercus ilex</i>	»		63	»
<i>Quercus ilex</i>	Район оз. Гарда		47	Larcher, 1960
Полукустарники гарриги				
<i>Rosmarinus officinalis</i>	Израиль		105 ¹⁾	Oppenheimer, 1932
<i>Cistus villosus</i>	Истрия		90	Rouschal, 1938
Летнезеленые лиственные деревья и кустарники				
<i>Ficus carica</i>	Израиль		64	Oppenheimer, 1932
<i>Populus tremula</i>	Южная Швеция		38	Arvidsson, 1951
<i>Quercus robur</i>	То же		15	То же
<i>Fraxinus excelsior</i>	»		10	»
<i>Sambucus nigra</i>	»		28(52) ¹⁾	»
<i>Cornus sanguinea</i>	»		27	»
Травяной покров в лесах				
<i>Fragaria vesca</i>	»		25(50) ¹⁾	»
<i>Oxalis acetosella</i>	»		14	»
<i>Pulmonaria officinalis</i>	»		6	»
Травянистые двудольные ксеротермных местообитаний				
<i>Anthyllis vulneraria</i>	Восточная Австрия	96		Höfler, Migsch, Rottenburg, 1941
<i>Anthyllis vulneraria</i>	ФРГ		56	Bornkamm, 1958
<i>Aster linosyris</i>	Восточная Австрия	93		Höfler, Migsch, Rottenburg, 1941
<i>Helianthemum canum</i>	То же	88		То же
<i>Hieracium pilosella</i>	»	85		»

Растение	Место произрастания	Средний максимальный дефицит насыщения водой (ДНВ) в естественном месте произрастания		Источник данных
		в % от ДНВ при появлении первых признаков повреждения	в % от ДНВ при 5—10%-ном повреждении	
Травянистые двудольные ксеротермных местообитаний				
<i>Hieracium pilosella</i>	ФРГ		86	Bornkamm, 1958
<i>Cynanchum vincetoxicum</i>	Восточная Австрия	78		Höfler, Migsch, Rottenburg, 1941
<i>Cynanchum vincetoxicum</i>	Южная Швеция		61 (75)	Arvidsson, 1951
<i>Anemone pulsatilla</i>	Восточная Австрия	50		Höfler, Migsch, Rottenburg, 1941
<i>Buplerum falcatum</i>	То же	43		То же
<i>Lotus corniculatus</i>	ФРГ		43	Bornkamm, 1958
Степные злаки				
<i>Stipa capillata</i>	Моравия		80(108) ¹⁾	Rychnovská, Ulehlová, 1975
<i>Stipa capillata</i>	Альпы (Виншгау)		58(80) ¹⁾	Florineth, 1974
<i>Stipa stenophylla</i>	Моравия		76(88) ¹⁾	Rychnovská, Ulehlová, 1975
<i>Stipa joannis</i>	>		55(92) ¹⁾	То же
<i>Stipa pulcherrima</i>	>		50(87) ¹⁾	>
<i>Stipa pennata</i>	Альпы (Виншгау)		65(85) ¹⁾	Florineth, 1974
<i>Festuca vallesiaca</i>	То же		65(92) ¹⁾	То же
Луговые злаки				
<i>Brachypodium pinnatum</i>	ФРГ		74	Bornkamm, 1958
<i>Festuca pseudovina</i>	>		38	То же
<i>Bromus erectus</i>	>		28	>
<i>Avena pratensis</i>	>		19	>
Культурные растения				
<i>Capsicum annuum</i>	Восточная Австрия	71		Höfler, Migsch, Rottenburg, 1941
<i>Lupinus albus</i>	То же	61		То же
<i>Solanum lycopersicum</i>	>	56		>
<i>Cucurbita pepo</i>	>	56		>
<i>Helianthus annuus</i>	>	52		>
<i>Soja hispida</i>	>	46		>
<i>Daucus carota</i>	>	44		>

1) В скобках — наивысшие значения.

ВОДНЫЙ ОБМЕН РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

ВОДНЫЙ БАЛАНС ФИТОЦЕНОЗОВ

Водный обмен фитоценоза и корнеобитаемой почвы можно отобразить уравнением водного баланса, которое по своей структуре соответствует уравнениям баланса углерода (17) и минеральных веществ (22) экосистемы. Все величины, характеризующие баланс

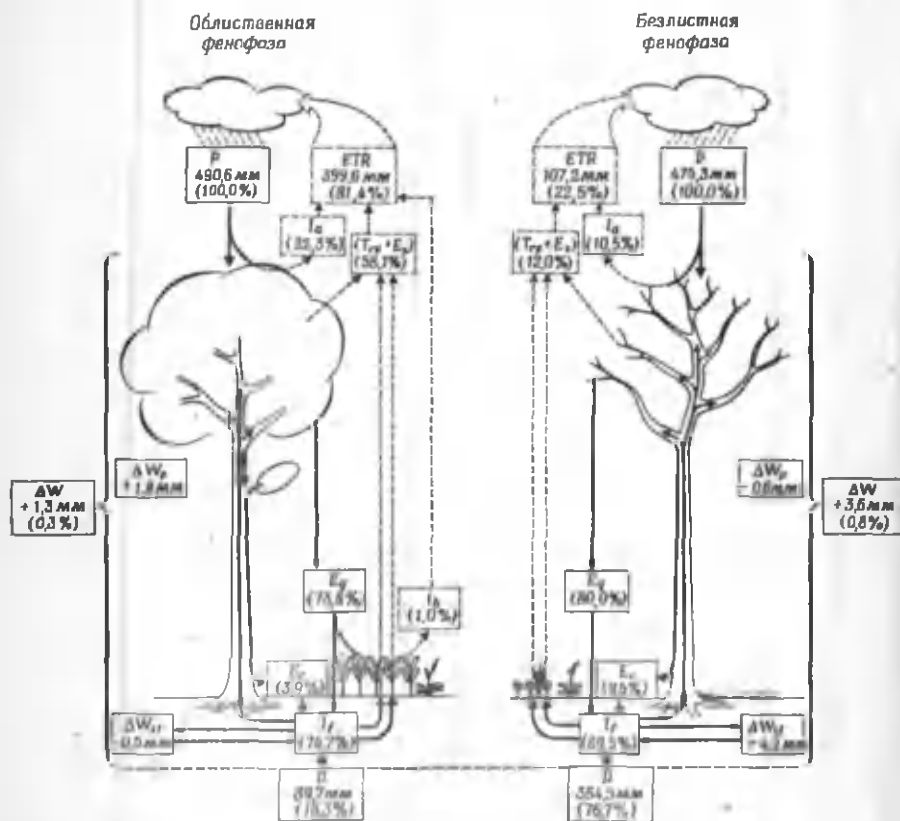


Рис. 145. Водный баланс дубового леса в облиственном и зимнем безлиственном состоянии. P — осадки, D — просачивание, E_g — стекание с кроны, E_n — стекание со стволов, I_f — инфильтрация, ETR — эвапотранспирация, $T_{гр}$ — транспирация древостоя, E_n — испарение почвы, I_n — перехватывание воды кронами деревьев, I_n — перехватывание воды ярусом травянистых растений, W — запас воды во всей экосистеме, W_p — запас воды в фитомассе, $W_{\text{пл}}$ — запас воды в почве. В среднем за год на этот лес выпадает 965,9 мм осадков, из которых 52,2% вновь возвращается в атмосферу вследствие испарения воды, перехваченной растениями, транспирации и испарения почвы, 47% просачивается, остаток накапливается в приросте биомассы. (Schnock, 1971.)

фитоценоза, относят к единице поверхности почвы и приводят в виде эквивалентного количества осадков в мм H_2O , т. е. в литрах на $1 м^2$ (рис. 145):

$$O = \Delta W + W_{\text{эт}} + W_{\text{сп}} \quad (44)$$

Если предположить упрощенно, что источником воды для растительного покрова служат только атмосферные осадки и что нет притока воды «со стороны», то в среднем за много лет или десятилетий приход воды (средняя сумма осадков O) полностью расходуется на испарение из растений и почвы (эвапотранспирация, $W_{\text{эт}}$) и теряется вследствие поверхностного стока и просачивания ($W_{\text{сп}}$). Однако за более короткие сроки *запас воды в экосистеме* может увеличиваться ($+\Delta W$) или уменьшаться ($-\Delta W$), так как время от времени выпадает дождевой воды больше, чем испаряется и стекает, или же, наоборот, осадки не покрывают потребности в воде. В гидрологической литературе в качестве ΔW учитываются только запасы воды в почве, т. е. количество связанной воды и доступной для использования гравитационной воды. В умеренной климатической зоне почва содержит больше всего воды весной после таяния снега; в течение лета содержание воды неуклонно снижается, несмотря на пополнение время от времени осадками, так что в конце лета оно достигает минимума. В засушливых районах запасы воды пополняются в дождливый период, причем проходят недели, прежде чем вода пропитывает и глубокие слои почвы. С экологической точки зрения необходимо принимать в рас-

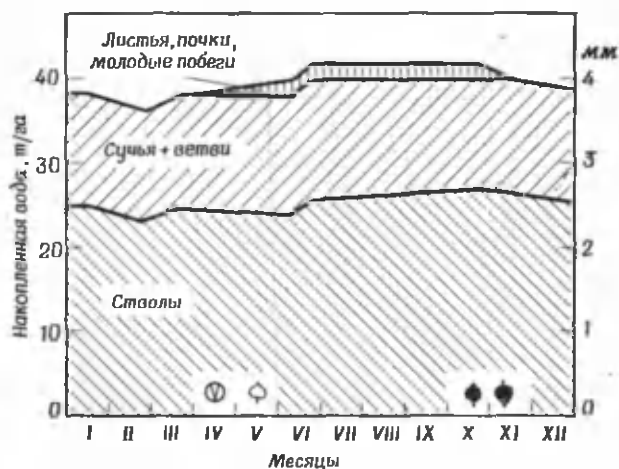


Рис. 146. Накопление воды в стволах, сучьях, ветвях, молодых побегах, почках и листьях дубового древостоя. Фенологические символы (внизу, слева направо): набухание почек; распускание листьев; пожелтение листьев; листопад. (Schneck, 1972.)

чет и воду, накопленную в растительной массе и в слое подстилки. Более $\frac{3}{4}$ зеленой массы и половину массы древесины составляет вода. Содержание воды в растительном ярусе испытывает суточные и сезонные колебания (максимум в фазу облиствения, рис. 146); прирост биомассы также сопровождается связыванием воды.

Распределение осадков в фитоценозе

В распоряжении растительного покрова для его водообмена находятся осадки, которые достигают почвы и проникают в нее. В сомкнутых фитоценозах на почву попадает не вся масса осадков, выпадающих на открытую поверхность (осадки на открытой местности, O), а только то их количество, которое проникает через просветы в растительном покрове или же после смачивания растительный стекает по каплям с листьев и сбегает по стеблям. Это приводит, особенно в лесах, к неравномерному распределению осадков — к более сильному смачиванию почвы в разрывах между кронами, под периферией кроны и вблизи стволов. Сток со стволов тем обильнее, чем более отвесно располагаются ветви и чем глаже поверхность коры; к основанию стволов бука в почву проникает в 1,5 раза больше воды, чем на открытой местности.

Часть воды осадков остается на поверхности растений и испаряется. Особенно много воды задерживают деревья. Поэтому в лесу можно записывать в приход только ту воду (нетто-массу осадков, O_n), которая проходит сквозь листву или стекает с крон и со стволов; остальное перехватывается кронами (*интерцепция*). Только ничтожная часть воды, смачивающей растение, непосредственно всасывается листьями и корой; большая же часть ее испаряется, поэтому улавливание дождя растительностью считают потерей воды (интерцепционная потеря, W_I):

$$O_n = O - W_I. \quad (45)$$

Поэтому уравнение водного баланса фитоценоза следует писать, строго говоря, так:

$$O - W_I = \Delta W + W_{вт} + W_{сп}. \quad (46)$$

Величина интерцепционной потери зависит от состава и сомкнутости растительного покрова и от метеорологических условий во время выпадения осадков. Густые кроны деревьев с мелкими, хорошо смачиваемыми листьями или хвоей задерживают больше осадков, чем деревья с рыхлой кроной и крупными мягкими листьями; разумеется, большую роль играет и состояние облиствения. В среднем интерцепционная потеря составляет в хвойных лесах 30%, в лиственных лесах умеренной полосы 20%, а в густых тропических лесах 35—70%. Растения нижних ярусов улавливают

в среднем 10% (5—20%) осадков, кустарничковые пустоши — до 50%. На площадях сельскохозяйственного пользования интерцепция составляет менее 10%. При изменчивых погодных условиях доля интерцепции колеблется в широких пределах в зависимости от силы и вида осадков (дождь, роса, снег), от температуры и от силы ветра. В общем задерживается тем больше осадков, чем меньше их интенсивность и чем мельче капли (рис. 147). Требует-

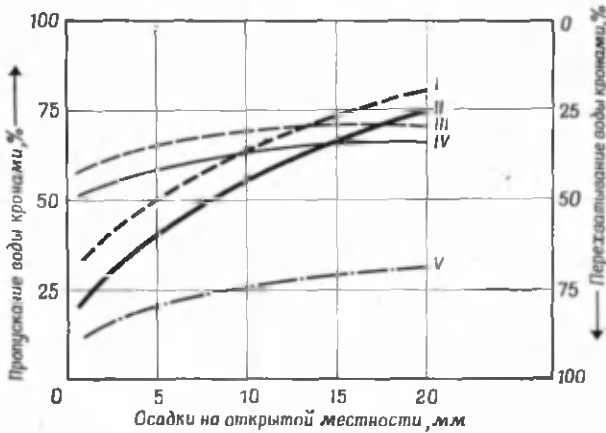


Рис. 147. Пропускание и перехватывание воды кронами лиственного леса (тонкие линии) и хвойного леса (толстые линии) при выпадении осадков разной интенсивности. Относительные величины в процентах от количества осадков на открытой местности. I — лиственницы; II — ели; III — дубы; IV — буки; V — кедровые сосны. Очень густые кроны кедровой сосны даже при выпадении сильного дождя задерживают большую часть осадков. (По Норре, из Walter, 1960; Ovington, из Geiger, 1960; Turner, из Aulitzky, 1968.)

ся, конечно, определенное количество воды, чтобы сплошь смочить растительный покров, и только после этого вода может стекать с листьев и ветвей. Смачиваемость как фактор, определяющий пропускание воды, у хвойных деревьев почти вдвое выше, чем у лиственных (в облиственном состоянии — около 1 мм, в безлистном — около 0,5 мм); пустоши и луга задерживают 1—2 мм, а покров из торфяного мха — приблизительно 15 мм, прежде чем осадки достигнут почвы.

Испарение воды фитоценозами

Данные о расходовании воды растительными сообществами в различных климатических зонах сведены в табл. 42. Большинство цифр получено из измерений транспирации отдельных растений или их частей, некоторые — из оценок водного обмена обширных ландшафтов. Современный уровень наших знаний о расходовании

Таблица 42. Транспирация фитоценозов (по измерениям многих авторов из сводок: Pisek, Cartellieri, 1941; Stocker, 1956, 1972; Ladefoged, 1963; Rutter, 1968; Цельвикер, 1968; Mitscherlich, 1971; Rychnovská, Květ, Glöser, Jakrlová, 1972; Florineth, 1974)

Фитоценоз	Географический район	Испарение фитоценоза		Осадки мм/год	Испарение, % к сумме осадков
		мм/год	мм/сут		
<i>Леса и древесные насаждения</i>					
Насаждения эвкалипта	Южная Африка	1200		760	160
Древесные плантации	Ява	2300—3000		4200	55—72
Древесные плантации	Бразилия	600		1400	43
Вечнозеленый дождевой лес	Кения	1570		1950	80
Бамбуковый лес	»	1150		2160	53
Буковый лес	Дания	522	4,0—4,8	840	62
Смешанные леса	Европа, Япония, США	500—860	1,5—4,2	1000—1600	50—54
Хвойный лес	Центральная Европа	580	2,5—4,5	1250	46
Лесостепь	Северная тайга	290		525	55
	СССР	(110)		400	(25)
Маквис	Израиль	500		650	77
Чапарраль	Калифорния	400—500		500—600	80—83
<i>Пустоши и тундра</i>					
Вересковые пустоши под сосновым лесом	СССР	115—130		500	24—26
Альпийские кустарничковые пустоши	Центральные Альпы	100—200	1,6—3,1	870	11—23
Лишайниковая тундра с моховым покровом	Сибирь	80—100		500	16—20
<i>Травяные сообщества</i>					
Камыши и тростники	Германия	1300—1600		800	160—190
Сырой луг	Австрия	1160	15,5	860	135
Сырой луг	Южная Моравия	—	8,3	560	—
Поля зерновых культур	Германия	~400		800	50
Луг (клевер и другие травы)	»	~400		800	50

Продолжение

Фитоценоз	Географический район	Испарение фитоценоза		Осадки мм/год	Испарение, % к сумме осадков
		мм/год	мм/сут		
<i>Травяные сообщества</i>					
Высокорайграсовый луг	Австрия	320	4,3	860	37
Остепненный луг	»	200	2,6	860	30
Остепненный луг	Южная Моравия	—	2,0	560	—
Степь	Бечуаналенд	200	—	430	46
Степь	Южная Моравия	—	0,5—1	560	—
Степь	Виншгау	200	0,5—2,5	500	40
Альпийская лужайка	Австрия	50	1,1	1100	5
<i>Несомкнутая растительность</i>					
Пустыня	Мавритания	—	0,03—0,2	—	—
Пустыня	Израиль	—	0,01—0,4	—	—
Альпийская растительность известковых осыпей	Северные известковые Альпы	18	0,4	1100	1,7
Травяная растительность в верхнеальпийском поясе на силикатном щебне	Центральные Альпы	11	0,3	>1100	<1,0

воды растительным покровом еще весьма недостаточен; прежде всего требуется уточнение данных при помощи разных методов, применяемых одновременно при изучении одного и того же фитоценоза. Важнейшие из таких методов — взвешивание крупных покрытых растительностью почвенных блоков (весовая лизиметрия), вычисления, основанные на эколого-физиологических измерениях транспирации отдельных растений, и вычисление влагооборота однородных фитоценозов из баланса энергии и данных об обмене водяного пара (геофизические методы).

Фактическое испарение воды фитоценозом (измеренная лизиметрами эвапотранспирация за вычетом испарения почвой) меньше вычисленной транспирации (величины, получаемой путем суммирования транспирации отдельных растений в фитоценозе), так как потеря воды сомкнутым растительным сообществом всегда ограничивается аэродинамическими диффузионными сопротивле-

ниями. Последние могут быть в кустарничковых пустошах вдвое меньше устьичного диффузионного сопротивления листьев, хорошо снабжаемых водой, а в злаковых травостоях в 5—7 раз меньше этой величины.

До сих пор чаще всего пользуются экстраполяцией от отдельных растений к фитоценозу. Таким путем, особенно в случае *травяных* сообществ, получают вполне приемлемые исходные величи-

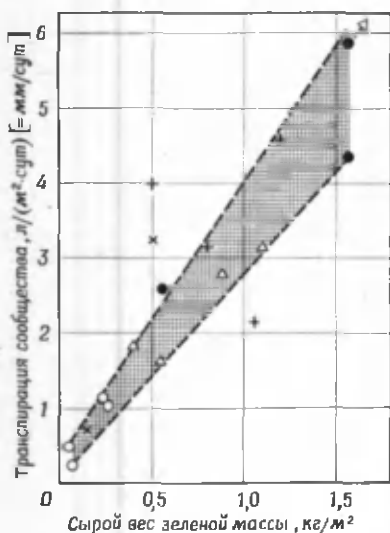


Рис. 148. Среднесуточное расходование воды различными растительными сообществами в зависимости от фитомассы. За редкими исключениями транспирация сообщества зависит не столько от интенсивности транспирации отдельных видов, сколько от общей надземной фитомассы. Обозначения: ○ альпийские травяные ценозы; ● луга; Δ кустарничковые пустоши; + древостои; X травяной ярус в лесах. (Pisek, Cartellieri, 1941; Polster, 1950, 1967.)

ны. При этом оказывается, что расходование воды фитоценозом, независимо от его видового состава, увеличивается почти пропорционально зеленой массе (рис. 148). Это обусловлено тем, что при сравнимых метеорологических условиях суточные суммы транспирации разных видов травянистых растений могут различаться в пределах всего лишь 1 : 6, тогда как различия между растительными сообществами в отношении сырой массы достигают иногда величин порядка 1 : 100. Совершенно аналогичные результаты получаются при расчете средней транспирации крон деревьев или *древостоев*. У деревьев экстраполяция от ветвей ко всей кроне дает лишь грубо ориентировочные величины транспирации, так как отдельные части кроны ведут себя весьма неодинаково и перекрывают друг друга, задерживая отток водяного пара. Кроны деревьев и в еще большей степени лес в целом создают свой собственный климат, так что условия испарения поблизости от них значительно отличаются от условий на открытой местности. Все же таким путем получают некоторое представление о водообмене взрослых деревьев: в сомкнутом древостое 30-летние буки и ели высотой около

10 м транспирируют за солнечный летний день 30—50 л воды, а березы, ясени, дубы и тополя 90—140 л.

Следующий шаг в расчетах ведет от суточных сумм к средним величинам для вегетационного периода или целого года. На рис. 149 представлен в качестве примера годовой ход транспирации зарослей манника. Это сообщество всегда достаточно обеспечено водой, однако суммы транспирации значительно колеблются

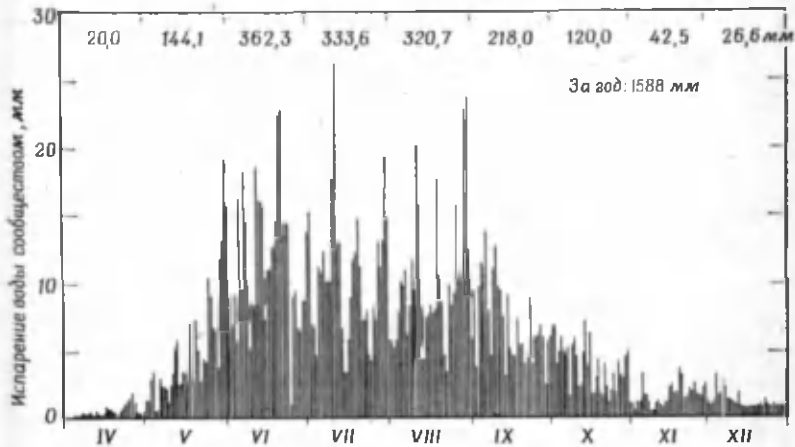


Рис. 149. Суточные и месячные суммы транспирации манникового сообщества *Glycerietum aquaticae* (Берлин) в течение вегетационного периода. Суточное расходование воды колеблется в зависимости от характера погоды. (Kiendl, 1953.)

в разные дни в соответствии с изменчивыми условиями испарения. Колебания становятся гораздо большими, когда при недостатке воды включается устьичная регуляция, с которой следует считаться, по крайней мере в случае наземных растений; тогда кроме среднесуточной суммы транспирации необходимо определить еще и минимальный уровень водообмена при плохом водоснабжении. Сведения об этих предельных значениях особенно важны, если мы изучаем годовое потребление воды растительностью территорий с засушливыми периодами. В умеренной климатической зоне транспирация поздней осенью и в течение зимних месяцев снижается до минимальных величин. Это связано главным образом с малой испаряющей силой воздуха; кроме того, вечнозеленые растения в период зимнего покоя и особенно во время морозов не открывают своих устьиц.

Транспирация *фитоценоза* зависит в основном от транспирирующей *фитомассы*, от условий водоснабжения и от условий испа-

рения воды растениями (рис. 150). При сходных климатических условиях леса благодаря своей большой фитомассе транспирируют значительно больше, чем луговая растительность, а последняя в свою очередь больше, чем пустоши (табл. 42).

Максимальное потребление воды всегда свойственно тем фитоценозам, которые растут на почве, покрытой водой, или прямо в воде, либо постоянно обеспечены грунтовой водой; они отдают

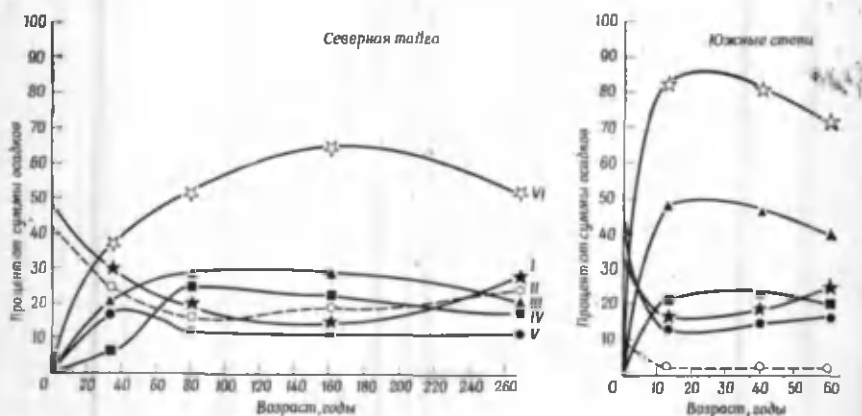


Рис. 150. Водный баланс сосновых сообществ (*Pinus sylvestris*) в северной тайге и в южной степной зоне в зависимости от возраста древостоя. I — просачивание; II — поверхностный сток; III — транспирация; IV — перехватывание кроной; V — испарение с поверхности почвы; VI — суммарное испарение.

гораздо больше воды, чем поступает в виде осадков, а иногда даже больше, чем испаряла бы свободная водная поверхность. Наиболее экономно расходуют воду растительные сообщества сухих территорий. С увеличением дефицита воды фитоценозы изреживаются. Однако расстояние между отдельными растениями увеличивается только над поверхностью почвы, корневая же система распространяется далеко, так что в конце концов расстояние между деревьями определяется не смыканием крон, а радиусом корневой системы отдельных деревьев. В областях с засушливыми периодами следует приводить не годовые значения, а среднюю величину для периода дождей и минимальную — для засушливого сезона.

Цифровые данные о среднем и минимальном потреблении воды растительными сообществами служат весьма ценной основой для лесотехнических мероприятий и при формировании ландшафтов, а также для разработки проектов орошения, если при этом учитывается поступление осадков. Ю. Л. Цельникер подсчитала, что изреженные древостои в восточноевропейской степной зоне могут

существовать только там, где они получают по меньшей мере 110 мм осадков в год (10—12 мм в месяц). Уравнение водного баланса [формула (42)] показывает, в каких районах лесоводство и лесоразведение становятся нерентабельными. С другой стороны, можно использовать огромную транспирационную способность деревьев, извлекающих грунтовые воды (например, тополей или эвкалиптов), для понижения уровня застойной воды и повышения влажности воздуха.

Сток и просачивание

Вода осадков не может полностью испаряться. Часть ее стекает по поверхности земли, часть просачивается в глубокие слои почвы и поступает в грунтовые воды, которые во влажных районах в виде подземного стока местами обнаруживаются в горизонтах ключевых вод, связаны с реками и широким фронтом стекают до уровня моря. Поверхностный сток можно измерить довольно точно, особенно тогда, когда исследуют замкнутые речные бассейны. Подземный сток приходится оценивать косвенным путем.

Количество стекающей воды зависит прежде всего от уклона местности, длины склона и типа растительности. В табл. 43 сопоставлены количество осадков, испарение и сток на участках ландшафта с однородной растительностью. В засушливых районах вода всасывается почвой и сток незначителен (рис. 150), а в районах, богатых осадками, существенно то, что осадки быстро проникают в почву.

Быстрее всего вода просачивается в рыхлых лесных почвах с толстым слоем подстилки. В равнинных лесах поверхностного стока нет, а просочившаяся вода всегда стекает над потоком грунтовых вод. Значительно медленнее проникает вода осадков в луговые почвы, густо пронизанные корнями, и в уплотненные в результате вытаптывания почвы пастбищ. Промерзание почвы также препятствует просачиванию талой воды, которая собирается в углублениях или усиленно стекает, если местность имеет уклон.

При сильном *уклоне* местности поверхностный сток составляет более половины, а при большем количестве осадков и незначительной лесистости (горные луга) — даже $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$ осадков. Ввиду действия силы тяжести водный обмен фитоценозов в горных местностях приобретает большое культуртехническое значение; водопады, селевые потоки, эрозия и лавины тесно связаны со стоком и способностью почвы и растительного покрова аккумулировать воду.

Снабжение фитоценоза водой

Фитоценоз снабжается водой не только за счет осадков. Поэтому следует дополнить упрощенное уравнение водного баланса параметрами, отражающими дополнительные поступления воды из

Таблица 43. Водный обмен фитоценозов на обширных площадях (по сводкам Duvigneaud, 1967; Stanhill, 1970; Mitscherlich, 1971; Grin, 1972)

Фитоценоз	Географический район	Осадки, мм/год	Эвапотранспирация (W _{эт}), % к осадкам	Сток (поверхностная и грунтовая вода), % к осадкам
<i>Лесные территории</i>				
Дождевой тропический лес	Бассейн р. Конго	1900	73	27
Саванна с деревьями	То же	1250	82	18
Насаждения эвкалипта	Израиль	640	87	13
Смешанные леса	Центральная Европа	600	67	33
	Северо-восточная Азия	700	72	28
Хвойный лес	Южная Германия	730	60	40
	СССР	840	65	35
Горные леса	Швейцария	1640	52	48
	Среднегерманские горы	1000	43	57
	Южные Анды	2000	25	75
<i>Луга и посеы</i>				
Горные пастбища	Швейцария	1720	38	62
Люцерновые поля	Южная Германия	715	62	38
Посевы гречихи	СССР	600	68	32
Степи	СССР	500	95	5

внешней среды. При этом речь идет прежде всего об использовании потока *грунтовых вод* глубоко проникающими корнями и поступлении поверхностной воды из ручьев и при искусственном *орошении*. В засушливых районах многолетняя растительность может существовать только благодаря использованию грунтовых вод, однако и в условиях влажного климата деревья всасывают грунтовую воду в большом количестве. На рис. 151 показано, как грунтовые воды под лесом постепенно снижаются до самого низкого



Рис. 151. Уровень грунтовых вод под буковым лесом до и после сплошной рубки. Поглощение воды деревьями понижает уровень грунтовых вод во время вегетационного периода; после сплошной рубки грунтовые воды остаются весь год приблизительно на одном и том же уровне. (По Holstener-Jørgensen, из Mitscherlich, 1971.)

уровня осенью, а в течение зимы вновь пополняются; без древостоя (после сплошной вырубki) они оставались бы в течение всего года приблизительно на одном уровне. Благодаря использованию глубинных запасов воды растения ускоряют циркуляцию воды в биосфере, так как они сразу перекачивают обратно в атмосферу часть воды, которая иначе стекала бы в море и должна была бы возвращаться через большой круговорот.

ВОДНЫЙ ОБМЕН ЗЕМЛИ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Запасы воды

Главным резервуаром воды на Земле служит океан. Он содержит более 97% всего запаса воды на земном шаре (округленно $1,4 \cdot 10^{18}$ т H_2O). Около 2% водных запасов заморожено в виде льда и снега полярных шапок и ледников. Вода континентов (немногим более 0,6%) представлена в основном грунтовыми водами; только 1% ее залегает так близко к поверхности, что доступен для корней растений, а все остальное уходит на глубину в сотни метров. Наконец, вода, которая парит над сушей и Мировым океаном в виде облаков, тумана и водяного пара, составляет исчезающе малую долю — не более 0,001% запасов воды на Земле.

Круговорот воды и глобальный водный обмен

Запасы воды находятся в подвижном равновесии друг с другом. С огромной морской поверхности испаряется больше воды, чем выпадает там осадков, и излишек водяного пара переносится на сушу. Последняя испаряет в мировом масштабе меньше, а в неко-

Таблица 44. Водный баланс земного шара по многолетним среднегодовым данным (Albrecht, Budyko, Drosdov, Mather; пересчитали Baumgartner, Reichel, 1970)

Область	Поверхность, км ²	Осадки		Испарение		Сток (-) или приток (+)	
		мм	т · 10 ¹²	мм	т · 10 ¹²	мм	т · 10 ¹²
Весь земной шар	510,0 · 10 ⁶	973	+ 496,1	973	- 496	—	—
Суша	148,9 · 10 ⁶	748	+ 111,1	481	- 71,4	264	-39,7
Северное полушарие	100,3 · 10 ⁶	679	+ 68,0	435	- 43,6	244	-24,4
Южное полушарие	48,6 · 10 ⁶	885	+ 43,1	570	- 27,8	315	-15,3
Мировой океан	361,1 · 10 ⁶	1067	+ 385,0	1177	- 424,7	110	+39,7
Северное полушарие	154,7 · 10 ⁶	1161	+ 179,3	1200	- 185,3	39	+6,0
Южное полушарие	206,4 · 10 ⁶	995	+ 205,7	1158	- 239,4	163	+33,7

торых местах — намного меньше воды с единицы площади, чем получает, так как влажность ее поверхности ниже по сравнению со свободной водной поверхностью (табл. 44).

К этому надо добавить, что поверхность суши составляет менее половины поверхности моря. М. Будыко сделал расчет водного баланса Земли, из которого следует, что море ежегодно поставляет суше почти $40\,000\text{ км}^3$ (около $40 \cdot 10^{12}$ т) воды, которая через реки ежегодно вновь возвращается в таком же количестве в моря. Этот же расчет показывает, что в мировом масштабе прибавка влаги от моря составляет всего лишь около 40% массы осадков, выпадающих на сушу. Все остальное покрывается испарением с поверхности суши, особенно транспирацией растительного покрова Земли; испарение с поверхности почвы составляет в среднем 5—20% эвапотранспирации. Круговорот воды вследствие высокой скорости оборота (время пребывания водяного пара в атмосфере — в среднем 10 дней) — в количественном отношении самый значительный круговорот вещества на земном шаре. Кроме того, с ним связан важнейший энергооборот на Земле, так как большая часть энергии солнечной радиации, поглощаемой земной поверхностью, расходуется на испарение воды. При этом вода не только переходит в термодинамически более высокое энергетическое состояние, но и поднимается высоко над уровнем моря, так что ее обратное перемещение может происходить под действием силы тяжести.

Гумидные и аридные зоны

Как на море, так и на суше имеются зоны с сильным и слабым испарением, с избытком осадков и с недостатком дождей. Высокая интенсивность радиации ускоряет испарение; в зоне тропиков годовая отдача воды океаном достигает под влиянием субтропических областей высокого давления 2000 мм и более. На суше интенсивность испарения наиболее высока в богатой осадками экваториальной зоне, а в бедных водой субтропиках и в холодных районах высоких широт она невелика.

Испарение с земной поверхности следует рассматривать прежде всего в связи с осадками. Для водного баланса какого-либо района важен не столько абсолютный уровень осадков и испарения, сколько соотношение между этими двумя величинами. Если годовые осадки превышают годовое испарение, то говорят о *гумидной* зоне, в обратном случае — об *аридной*. Примерно на $\frac{1}{3}$ поверхности суши обнаруживается дефицит влаги, причем половина этой площади (около 12% поверхности Земли) является крайне засушливой с годовыми осадками ниже 250 мм и испаряемостью более 1000 мм; напротив, крайне влажные районы со значительным избытком осадков составляют менее 9% поверхности суши (рис. 152). Обширные засушливые территории расположены главным образом

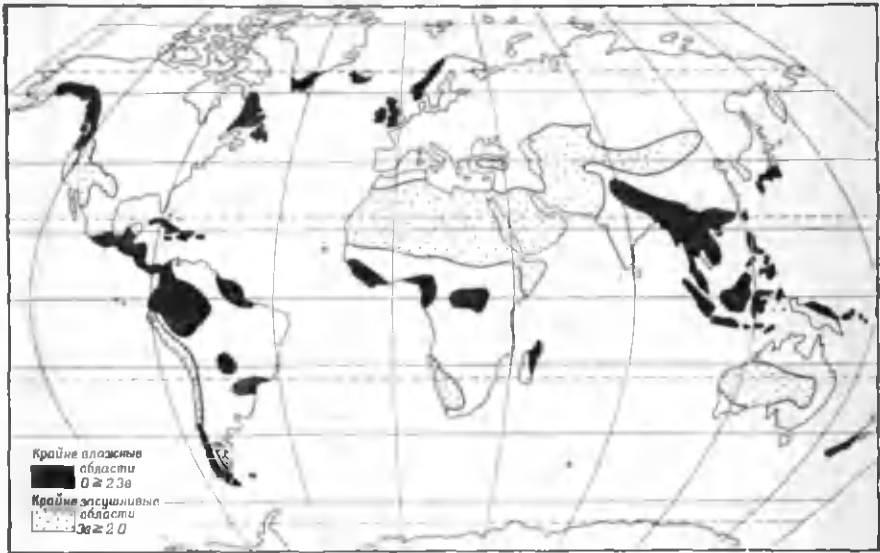


Рис. 152. Распределение крайне влажных и крайне засушливых областей на Земле. *Крайне влажные*: годовые осадки (O) по меньшей мере вдвое превышают массу испаряемой за год воды Эв; *крайне засушливые*: годовая испаряемость по меньшей мере вдвое больше годовых осадков. Основой для выделения тех и других областей послужили карты Гейгера (Geiger, 1965), а также данные об уровне осадков и фактической эвапотранспирации. Сравните этот рисунок с картами атмосферных осадков, которые можно найти в любом атласе.

между 15 и 30° северной и южной широты и за высокими горными цепями, которые задерживают ветры, приносящие дожди. В удаленных от моря странах наблюдается постепенный переход от гумидного климата через семиаридную промежуточную зону со случайными или периодическими засушливыми периодами к аридной территории, для которой характерны продолжительная засуха и засоление почвы и воды (рис. 153).

Отношение годовых осадков к годовому испарению является лишь грубым указанием на гумидный или аридный характер обширной территории. Для растений, которые там произрастают, важно, чтобы водоснабжение было обеспечено тогда, когда в нем существует наибольшая потребность, т. е. в течение вегетационного периода. Чтобы получить представление об *относительно гумидных* и *относительно аридных отрезках времени*, можно составить климатические диаграммы из данных метеорологических станций, как это предложил Г. Вальтер на основании эмпирических данных (рис. 154). При этом годовой ход месячных сумм осадков и среднемесячной температуры воздуха отображают на диаграмме так,

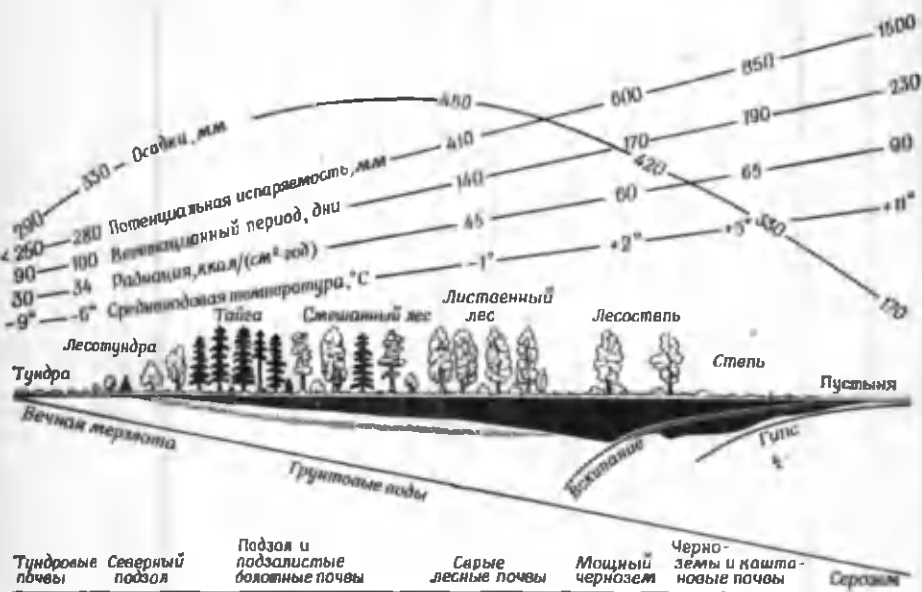


Рис. 153. Схема изменений климата, растительности и почв вдоль профиля через основные ландшафты Европейской части СССР с северо-запада на юго-восток до Прикаспийской низменности. Там, где кривая осадков пересекает восходящую линию испаряемости, расположена граница между гумидным (слева) и аридным (справа) климатом. Черным показан гумусовый горизонт, штриховкой — иллювиальный горизонт В. (По Высоцкому и Морозову, из Сукачева, 1934, с изменениями).

чтобы масштабы шкал температуры и осадков находились в отношении 1 : 2. При таком масштабе температурная кривая позволяет оценить ход испаряющей силы атмосферы в течение года. Тот период, когда кривая осадков проходит ниже температурной кривой, является для большинства растений, не использующих грунтовые воды, засушливым периодом (при отсутствии орошения).

Малое количество осадков само по себе еще не обуславливает аридности: холодные полярные зоны тоже бедны осадками, но они не являются аридными, так как здесь низка и испаряемость. Осадки, выпадающие в твердой форме, поглощаются растениями не сразу. Поэтому зима для растений, возвышающихся над снеговым покровом — это не только холодное, но вместе с тем и сухое время года. Напротив, под снеговым покровом царят условия, сходные с морским климатом: растения защищены здесь как от испарения, так и от крайних колебаний температуры (см. стр. 287). Однако долго сохраняющийся снеговой покров укорачивает продуктивный период и наносит другой ущерб (например, поражение грибами).

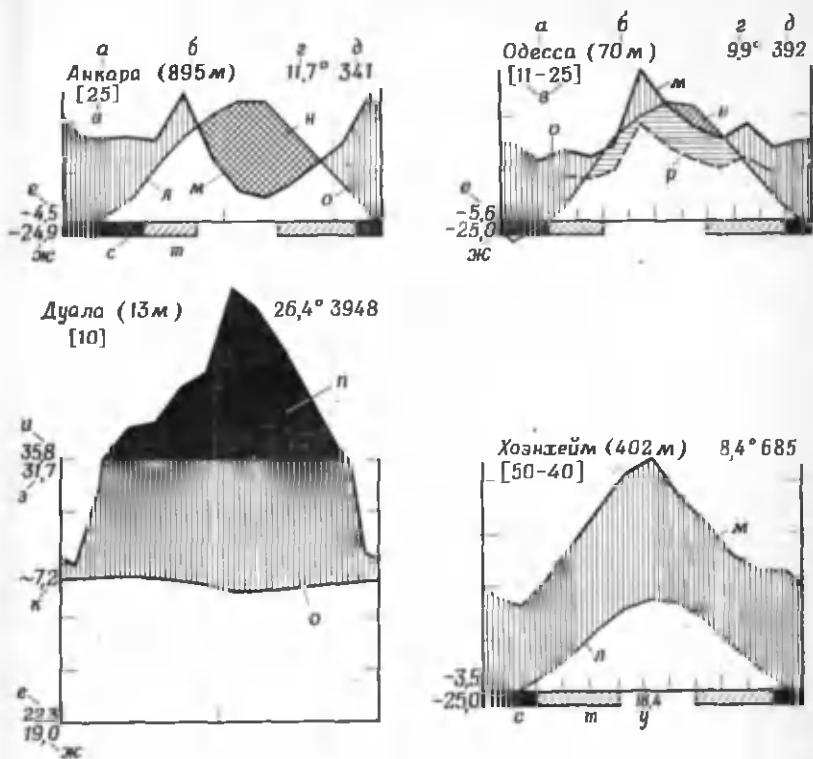


Рис. 154. Климатические диаграммы для Штутгарта — Хоэнхейма (умеренная зона, влажный климат), Одессы (умеренная зона с летней засухой), Анкары (теплая умеренная зона, климат средиземноморского типа с зимними дождями и летней засухой) и Дуалы (влажные тропики). По оси абсцисс — месяцы; по оси ординат — количество осадков или температура (одно деление шкалы = 20 мм осадков или 10°C). Буквенные обозначения: а — метеостанция; б — высота над уровнем моря; в — число лет наблюдений; г — среднегодовая температура, $^\circ\text{C}$; д — среднегодовые осадки в мм; е — среднесуточный минимум температуры в самом холодном месяце; ж — самая низкая измеренная температура; з — среднесуточный максимум температуры в самом теплом месяце; и — самая высокая измеренная температура; к — среднесуточное колебание температуры; л — кривая среднемесячных температур; м — кривая среднемесячных осадков; н — относительно засушливый период (двойная штриховка); о — относительно влажный сезон (вертикальная штриховка); п — среднемесячные осадки > 100 мм (зачерненная область, масштаб сокращен на $\frac{1}{10}$); р — засушливый период (сдвинутая вниз кривая осадков; 30 мм соответствуют 10°C); с — холодный сезон, т. е. месяцы со среднесуточным минимумом ниже 0°C (зачернен), т — месяцы с абсолютным минимумом ниже 0°C , встречаются поздние или ранние заморозки (косая штриховка), у — средняя продолжительность безморозного периода в днях. (Walter, 1970.)



Рис. 155. Доля твердых осадков (снега и града) в процентах от общего количества осадков и границы областей, где зимний снеговой покров держится не менее двух месяцев (сплошная линия) и где он отсутствует (прерывистая линия). В южном полушарии доля твердых осадков составляет (за исключением Антарктики) менее 10% всех осадков. (По Lauscher, 1976, с использованием данных Рихтера и Петровой, 1960.)

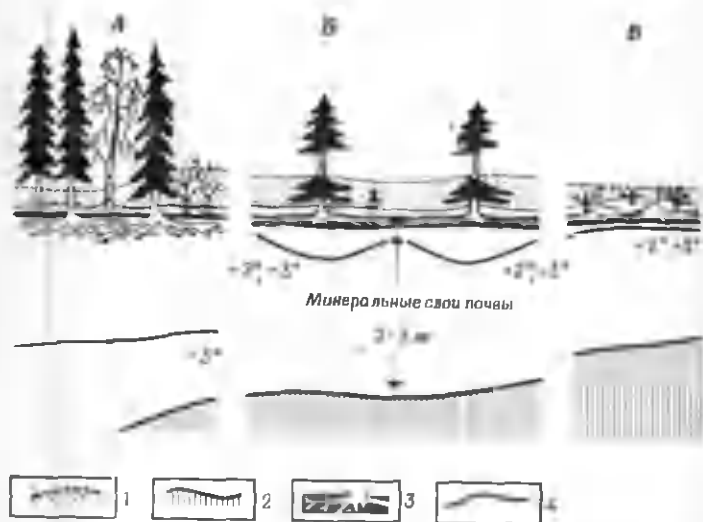


Рис. 156. Зимний снеговой покров (1), глубина вечной мерзлоты (2), отложение грубого гумуса (3) и изотермы почвы в конце августа (4) в северной лесной зоне (А), лесотундре (Б) и тундре (В). (По Говорушину, из Тихомирова, 1971.)

В северном полушарии в широтах выше 70° снег выпадает чаще, чем дождь, а там, где массы холодного воздуха продвигаются дальше на юг, эта граница перемещается до 60° широты. В горах с увеличением высоты над уровнем моря также все большая часть осадков выпадает в виде снега (рис. 155).

Как на крайнем севере, так и в горах продолжительность снежного покрова, его высота и промерзание почвы являются главными факторами, ограничивающими рост деревьев. Там, где зимой ветер сдувает снег, подрост деревьев гибнет, а там, где снеговой покров лежит слишком долго или корнеобитаемый почвенный горизонт остается слишком долго замерзшим, вегетационный период настолько короток, что древесные растения вообще отсутствуют. Лес исчезает и переходит на севере в тундру (рис. 156), а в горах в кривоствольный древостой, кустарничковые пустоши или альпийские травяные сообщества.

ТЕПЛОВОЙ РЕЖИМ И ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ

Растения — пойкилотермные организмы, т. е. их собственная температура уравнивается с температурой окружающей их среды. Однако это соответствие неполное. Конечно, тепло, выделяемое при дыхании и используемое при синтезах, вряд ли играет какую-либо экологическую роль, но все же температура надземных частей растения может значительно отличаться от температуры воздуха в результате энергообмена с окружающей средой (рис. 157 и 158). Благодаря этому, например, растения Арктики и высокогорий, которые заселяют места, защищенные от ветра, или растут вплотную к почве, имеют более благоприятный тепловой режим и могут достаточно активно поддерживать обмен веществ и рост, несмотря на постоянно низкие температуры воздуха. Не только отдельные

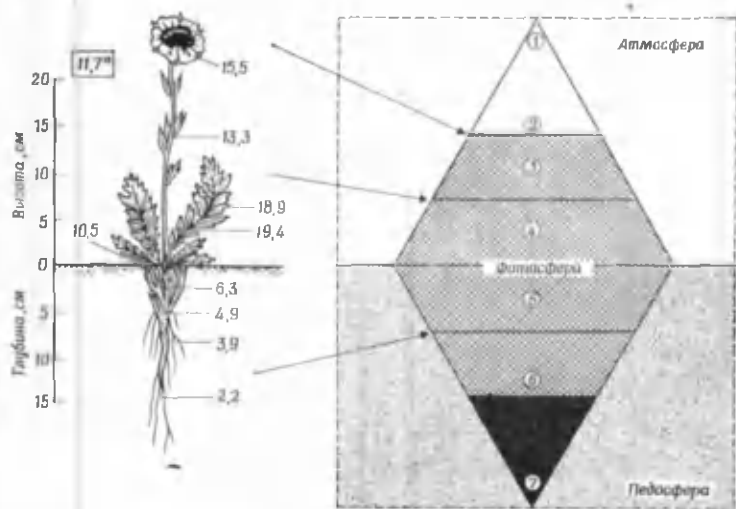


Рис. 157. Распределение температур (°C) в розеточном растении арктической тундры (*Novosieversia glacialis*) в солнечное июньское утро при температуре воздуха 11,7°C. Справа — зависящая от температуры интенсивность процессов жизнедеятельности в арктической биосфере: 1 — самый холодный слой воздуха; 2 — верхняя граница зоны прироста побегов; 3, 4, 5 — зона наибольшей активности жизненных процессов и максимального накопления органического вещества; 6 — уровень вечной мерзлоты и нижняя граница укоренения; 7 — область наиболее низких температур почвы. (По Тихомирову, 1963, 1974).

растения и их части, но и целые фитоценозы обнаруживают иногда характерные отклонения от температуры воздуха. В один жаркий летний день в Центральной Европе температура на поверхности кроны в лесах была на 4°C , а лугов — на 6°C выше температуры воздуха и на 8°C (лес) или 6°C (луг) ниже, чем температура поверхности почвы, лишенной растительности.

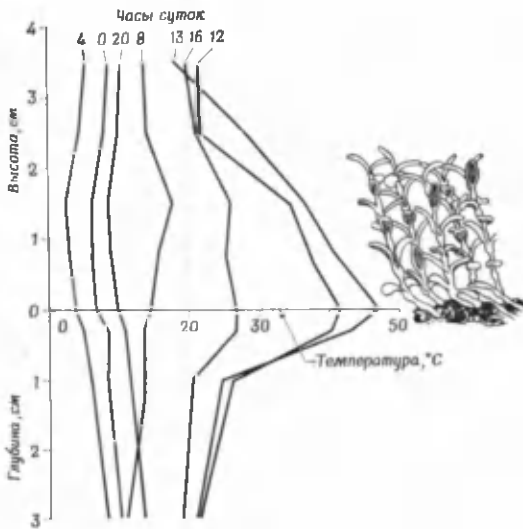


Рис. 158. Распределение температур в альпийском кустарничковом сообществе (*Loiseleuria procumbens*) в различные часы одного солнечного дня в середине лета. (По данным А. Сегюса.)

ТЕПЛОВОЙ РЕЖИМ

Баланс радиации как источник энергии

Теплообмен растений всегда должен рассматриваться в связи с энергообменом в местообитании.

На Землю поступает энергия в форме солнечной радиации, которая поглощается растительным покровом, почвой и поверхностью воды. Поглощению этой энергии противостоит непрерывная потеря энергии в результате теплового излучения тел. В связи с низкой температурой земной поверхности ее тепловое излучение является длинноволновым (3—100 мкм) и сильно поглощается дипольными молекулами в атмосфере, особенно водяным паром. Благодаря этому воздушная оболочка нагревается, и уловленная радиация возвращается в виде длинноволнового обратного излучения атмосферы к поверхности земли. Чистое поступление лучистой энергии

Q_s , которую получает поверхность за определенный промежуток времени, складывается из баланса коротковолновой (0,3—3 мкм) радиации S_K и баланса длинноволнового теплового излучения S_L :

$$Q_s = S_K + S_L, \quad (47)$$

$$S_K = S_D + S_H - S_R, \quad (48)$$

$$S_L = S_G - S_A, \quad (49)$$

где S_D — прямая солнечная радиация (см. стр. 23);

S_H — рассеянный свет неба;

S_R — отраженная коротковолновая радиация;

S_A — длинноволновое тепловое излучение тел;

S_G — длинноволновое обратное излучение атмосферы.

Баланс коротковолновой радиации — это получение энергии, а длинноволновый баланс — как правило, потеря энергии; поэтому сальдо радиации (общий баланс радиации) будет положительным, пока коротковолновый баланс превышает длинноволновый. Это имеет место в *фазе инсоляции*, которая начинается вскоре после восхода солнца и заканчивается незадолго до его захода. Баланс становится отрицательным, как только поступающая энергия перестает компенсировать потерю энергии (*фаза излучения*). Избыток энергии из баланса радиации используется в биосфере для фотосинтетической деятельности растений, для нагревания фитомассы, почвы и воздуха и расходуется на процессы испарения.

Тепловой режим растительного покрова

Баланс радиации, потребление энергии и теплообмен — это существенные величины, характеризующие энергетическое хозяйство и тепловой режим растений. Они объединяются в *уравнении теплового режима*:

$$Q_s + Q_m + Q_p + Q_v + Q_k + Q_v = 0. \quad (50)$$

На рис 159 в качестве примера представлен тепловой режим луга.

Важнейшими компонентами энергетического баланса растения являются следующие величины.

1. Баланс радиации, Q_s .

2. Энергообмен в процессах метаболизма, Q_m .

Во время поступления солнечной радиации преобладает связывание энергии в результате фотосинтеза; в темноте и в бесхлорофилльных тканях происходит высвобождение энергии при дыхании. Хотя энергетический обмен имеет для организмов жизненно важное значение, доля Q_m в общем энергообмене очень мала — она составляет величину порядка 1—2%.

3. Накопление тепла фитомассой, Q_p .

Поступающая энергия может временно накапливаться в растениях, когда, например, в растительный покров притекает больше энергии, чем одновременно отводится в атмосферу или в почву. В результате температура растений повышается в соответствии с теплоемкостью их массы.

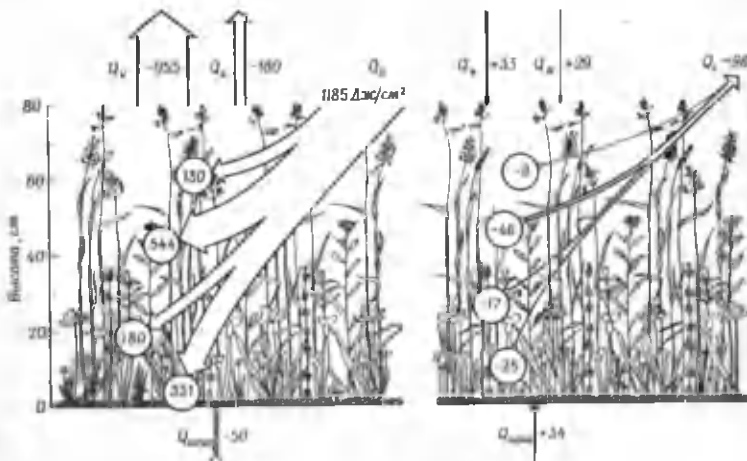


Рис. 159. Теплообмен луга в солнечный день (слева) и в ясную ночь (справа). Q_s — баланс радиации; Q_k — тепловая конвекция, Q_v — обмен скрытой теплоты (парообразования или конденсации), $Q_{\text{почв}}$ — поток тепловой энергии в почву. В течение фазы инсоляции 80% лучистой энергии расходуется на испарение воды. Ночью потоки излучения и перенос тепловой энергии идут в обратном направлении. (Cernuska, 1976a.)

4. Поток тепловой энергии в почве Q_v .

В местах, лишенных растительности, и при несомкнутом растительном покрове (пустыни, дюны, горы, рудеральные местообитания, лесосеки и только что созданные поля) значительная часть поглощаемой днем энергии отводится в виде тепловой волны в более глубокие слои почвы. В зависимости от цвета, структуры и механического состава почвы, от содержания в ней воды и воздуха и особенно от уклона местности и экспозиции склонов почва нагревается очень различно. Плотные и сырые почвы проводят и накапливают тепло лучше, чем сухие, которые поэтому сильнее нагреваются у поверхности. Чрезвычайно высокие поверхностные температуры отмечаются в горах при отвесном падении лучей на обнаженные участки темных грубогумусных почв; максимальные измеренные температуры были там выше 70°C . Во время фазы с преобладанием излучения перенос тепла в почве идет в обратном направлении и накопленное за день тепло поступает на поверхность, которая в течение ночи все больше охлаждается. Таким

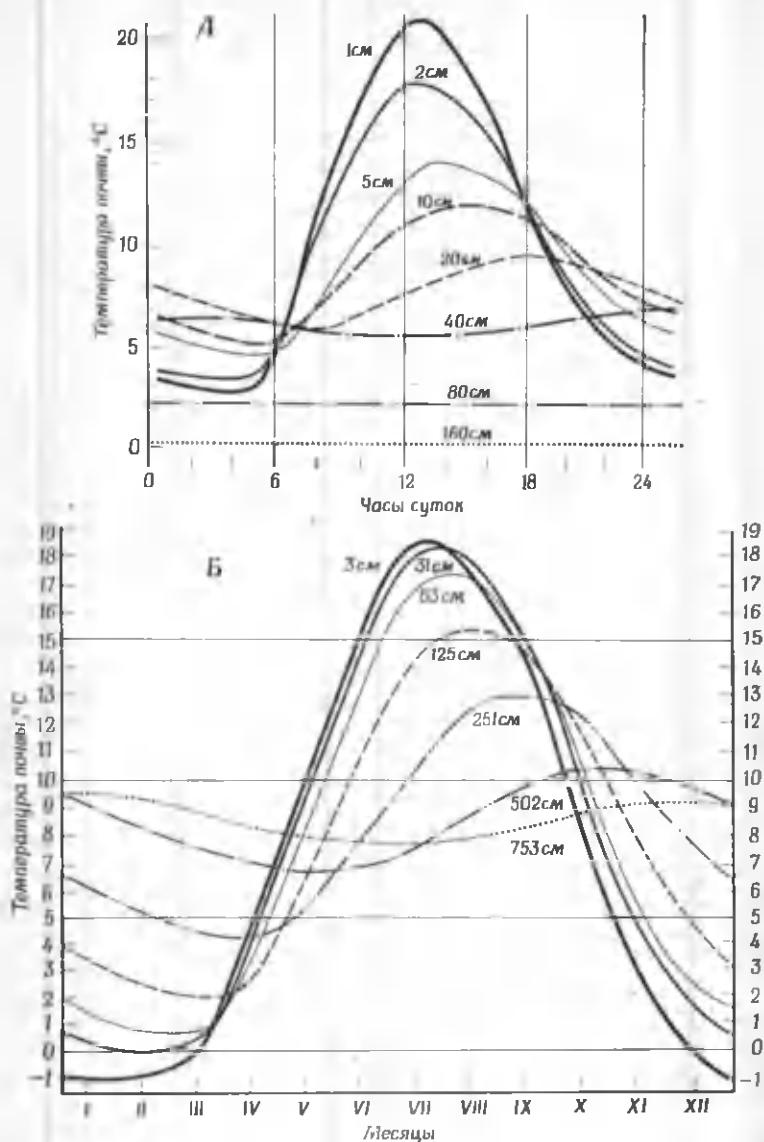


Рис. 160. Колебания температуры почвы на разной глубине. А. Суточные изменения температур в мае в песчаной почве около Павловска. Б. Годовой ход температуры почвы в среднем за 13 лет в Калининграде. (По Schmidt, Leyst, из Walter, 1960.)

образом, в верхних слоях почвы примерно до глубины 50 см имеют место суточные колебания температуры. В областях с сезонным климатом на них накладываются годовые изменения температуры, которые можно обнаружить вплоть до глубины в несколько метров (рис. 160).

Под сомкнутой растительностью почва защищена от сильного притока и оттока радиации. Уже в верхних слоях почвы суточные

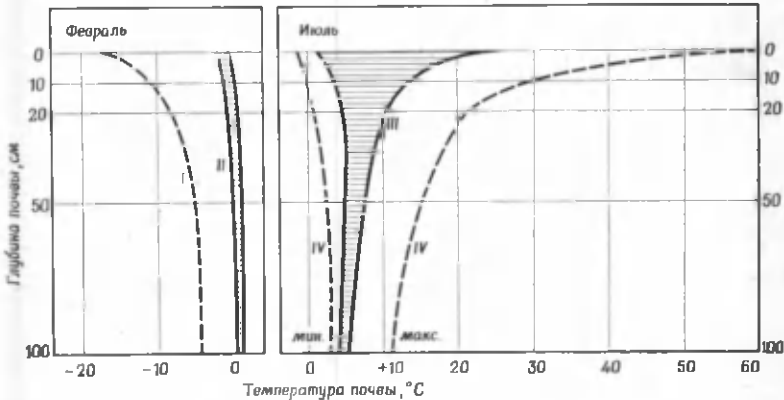


Рис. 161. Влияние снегового покрова и леса на амплитуду суточных колебаний температуры почвы на разной глубине в зоне границы альпийской лесной растительности и выше ее. *I* — местообитание, бедное снегом; *II* — участок, покрытый снегом; *III* — участок под кедровым лесом; *IV* — склон выше границы леса. (Aulitzky, 1961, 1962.)

колебания температуры относительно невелики, а на глубине 30 см они уже совсем незначительны (рис. 161). Толстый снеговой покров также выравнивает температурные условия в почве. В целом почва играет в тепловом режиме местообитания роль термического буфера, так как она поглощает днем значительное количество тепла, которое ночью опять отдает.

5. Энергообмен с окружающей средой.

Между растениями и окружающей их средой происходит выравнивание температуры благодаря теплопроводности, конвекции (ощутимый тепловой поток, Q_K), а также испарению или конденсации водяного пара (скрытый тепловой поток, Q_V). В растениях и фитоценозе проведение тепла незначительно, перенос тепла (Q_K и Q_V) происходит главным образом с потоками масс (движение воздуха и воды).

Конвекция

При положительном балансе радиации конвекционный тепловой поток направлен большей частью от поверхности растений (величина Q_K отрицательна); если поверхность растения холод-

Вычисленный теплообмен освещенного листа при температуре воздуха 30°C

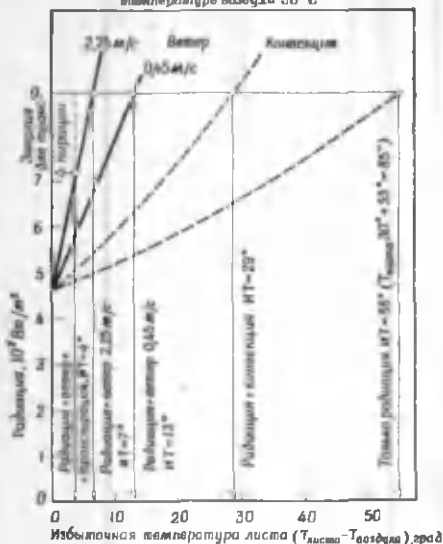


Рис. 162. Диаграмма обмена энергии и теплообмена одного листа длиной 1 см при интенсивности облучения $9 \cdot 10^2$ Вт/м² (1,3 кал/(см²·мин) и температуре воздуха 30°C. Температура листа определяется разностью между поступлением энергии при поглощении радиации и отдачей энергии в результате обратного излучения, конвекции, движения воздуха (две скорости ветра), а также потери скрытой теплоты при транспирации. Для транспирации здесь принято потребление энергии $1,6 \cdot 10^2$ Вт/м² [0,23 кал/(см²·мин)], соответствующее средней интенсивности транспирации 40 мг/(см²·мин). Избыточная температура (ИТ) листа будет соответствовать точке пересечения кривых с прямой линией, которая проходит на уровне энергии поглощенной радиации. При радиации около $4,5 \cdot 10^2$ Вт/м² [0,65 кал/(см²·мин)] у листа при температуре воздуха 30°C не было бы избыточной температуры. (Gates, 1965.)

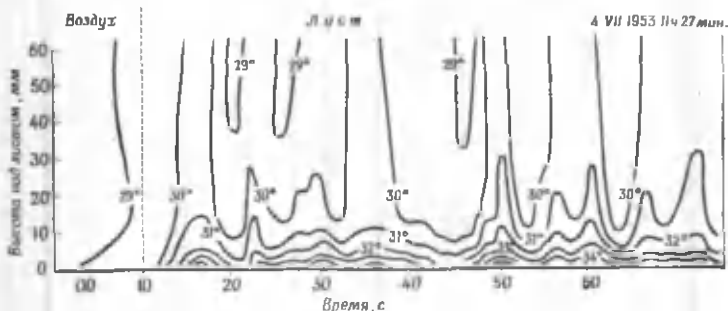


Рис. 163. Температурные изоплеты над горизонтально расположенным освещенным транспирирующим листом настурции. Сначала 5 защищенных от света термодатчиков были помещены на расстоянии 1 см один над другим, и таким образом было измерено распределение температур на открытом воздухе (29°C в момент 00). Через 10 с после этого измерения лист был подведен под термоэлементы и в течение короткого времени регистрировались изменения температурного профиля слоя воздуха в непосредственной близости от листа. Видно, что у поверхности листа образуется тонкий слой перегретого воздуха, из которого через несколько секунд воздух начинает подниматься вверх, а снизу такой слой создается заново. (Berger-Landefeldt, 1958.)

нее, чем воздух, то к ней поступает тепло из окружающей среды (величина Q_k положительна). Теплообмен с окружающим воздухом путем конвекции происходит тем эффективнее, чем мельче листья, чем сложнее их контур и чем больше скорость ветра (рис. 162). При большом поступлении радиации у самой поверхности растения образуется перегретая воздушная оболочка. В неподвижном воздухе может образоваться пограничный слой сантиметровой толщины, из которого понемногу подымается вверх теплый воздух, так как он легче, чем более удаленные от листьев, меньше нагретые воздушные слои. Поэтому над обогреваемой поверхностью воздух все время находится в турбулентном движении и происходит оживленный воздухообмен (рис. 163). Ветер сносит пограничный слой с поверхности растений и таким образом ускоряет теплоотдачу.

Испарение и тепловой режим

Тепловой режим растений определяется не только физическими условиями; благодаря устьичному регулированию интенсивности транспирации на него влияют также физиологические процессы в растении.

Величина Q_v отрицательна, если растения транспирируют, но становится положительной, если на листьях конденсируется роса

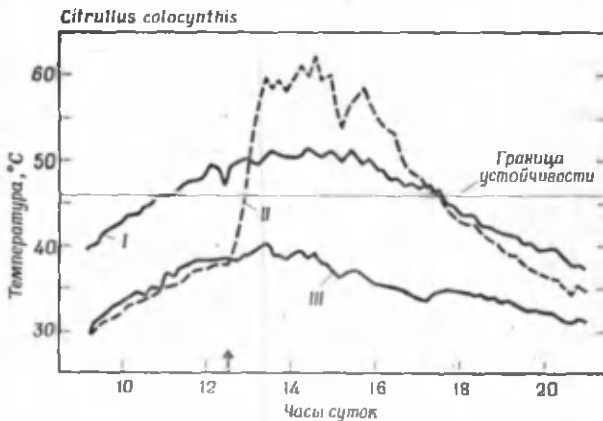


Рис. 164. Охлаждающее действие транспирации на листья политого растения арбуза в условиях пустыни. При сильной транспирации листья, несмотря на интенсивное облучение, гораздо холоднее воздуха. Если срезать лист (стрелка внизу) и сделать таким образом усиленную транспирацию невозможной, температура листа быстро поднимается выше температуры воздуха и достигнет уровня, при котором наступает повреждение от перегрева. Такие нежаростойкие виды, как арбуз, могут выживать в жарких местообитаниях только в том случае, если они всегда в состоянии усиленно транспирировать. (Lange, 1959.)

или иной. Охлаждающее действие испарения можно вычислить из уравнения теплового режима или по интенсивности транспирации. Вместе с отдачей воды теряется энергия, которая должна была быть затрачена на испарение. Поэтому вместо Q_v в литературе встречается также выражение $\lambda \cdot E$, где E обозначает количество испаренной воды, а λ — содержащуюся в ней скрытую энергию. Q_v — это произведение скорости испарения на удельную теплоту испарения воды (см. стр. 356). Интенсивности транспирации 1 г H_2O на 1 dm^2 в 1 ч (0,1 мм H_2O в 1 ч) соответствует затрата энергии 0,1 кал/(см²·мин). Охлаждающий эффект испарения особенно значителен при высокой температуре и низкой влажности воздуха

Таблица 45. Разность между температурой листьев канны и температурой воздуха и охлаждающий эффект транспирации (по Raschke, 1956)

Условия	Теплообмен, обусловленный конвекцией и ветром			
	очень низкий		очень высокий	
	$T_{\text{листа}} - T_{\text{воздуха}}$, °C	транспирационное охлаждение, °C	$T_{\text{листа}} - T_{\text{воздуха}}$, °C	транспирационное охлаждение, °C
День (баланс радиации: +70 Вт/м ²)				
Тропический день 35 °C, ОВВ 90%	+26,4	-3,0	+1,9	-0,4
День в степи 40 °C, ОВВ 7%	+20,9	-4,8	-1,1	-3,0
День в умеренной зоне 22 °C, ОВВ 61%	+15,9	-1,3	+0,7	-0,5
Ночь				
Тропическая ночь (баланс радиации: -35 Вт/м ²) 30 °C, ОВВ 94% Точка росы 29,0 °C	-1,5	+0,9 ¹⁾	-0,2	-0,1
«Степная» ночь (баланс радиации: -56 Вт/м ²) 20 °C, ОВВ 23% Точка росы -1,9 °C	-4,3	-0,1	-0,5	-0,2
Ночь в умеренной зоне (баланс радиации: -49 Вт/м ²) 14 °C, ОВВ 95% Точка росы 13,2 °C	-2,4	+1,3 ¹⁾	-0,3	0

¹⁾ Поступление тепла благодаря конденсации.

Пример интерпретации цифр: в условиях тропического дня лист нагревается при отсутствии ветра на 26,4°, а при хорошем теплообмене только на 1,9° выше температуры воздуха; без транспирационного охлаждения избыточная температура была бы выше в первом случае на 3°, во втором на 0,4 °C.

и хорошем водоснабжении растений. Как видно из табл. 45, в степных условиях четверть теплоотдачи листа падает на долю транспирации. Если транспирация к тому же усиливается ветром, то она забирает столько тепловой энергии, что листья становятся на несколько градусов холоднее воздуха. Влияние транспирации на тепловой режим можно легко выявить, ограничив отдачу воды растением. Если перерезать черешок листа и прервать тем самым доступ воды или обработать растение веществом, тормозящим транспирацию (антитранспирантом), то через несколько минут температура листа (листьев) повысится (рис. 164).

Температура растения

При сильной инсоляции отдача тепла путем конвекции и испарения влаги часто оказывается недостаточной для того, чтобы полностью уравнивать температуру побега с температурой воздуха. В этом случае тепло накапливается и листья нагреваются до температуры на 10° , а в отдельных случаях и на $15-20^{\circ}$ выше температуры окружающей среды. Массивные органы с плохим теплообменом, например суккулентные листья и стебли, плоды или стволы деревьев, иногда перегреваются еще больше — разность

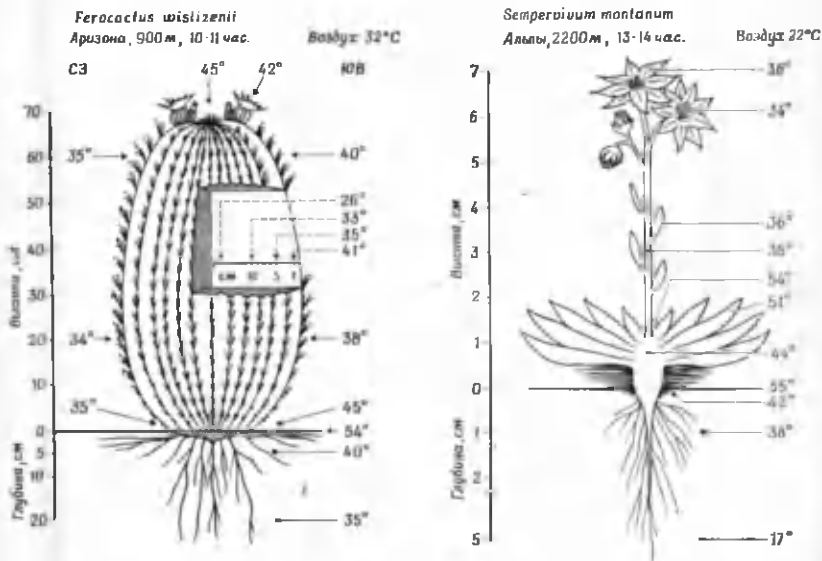


Рис. 165. Температура в побегах кактуса *Ferocactus wislizenii* и суккулентного розеточного растения *Sempervivum montanum* при сильной инсоляции и отсутствии ветра. «Избыточная температура» — это разность между температурой растения и температурой окружающей среды. (По Burian, 1976, и неопубликованным данным.)

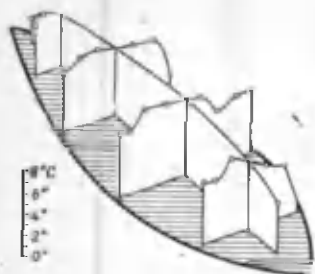


Рис. 166. Распределение температур в листе *Cassia indica* в полдень. Баланс радиации $+340 \text{ Вт/м}^2$, скорость ветра $3,3 \text{ м/с}$, средняя избыточная температура листа $5,5^\circ$. (Raschke, 1956.)

может превысить 20° (рис. 165). В частности, перегрев частей растения сильно варьирует в зависимости от их расположения относительно падающих лучей и прежде всего от возможности обдувания их ветром, так что, например, не только каждый лист имеет свою собственную температуру (см. рис. 157), но и в пределах

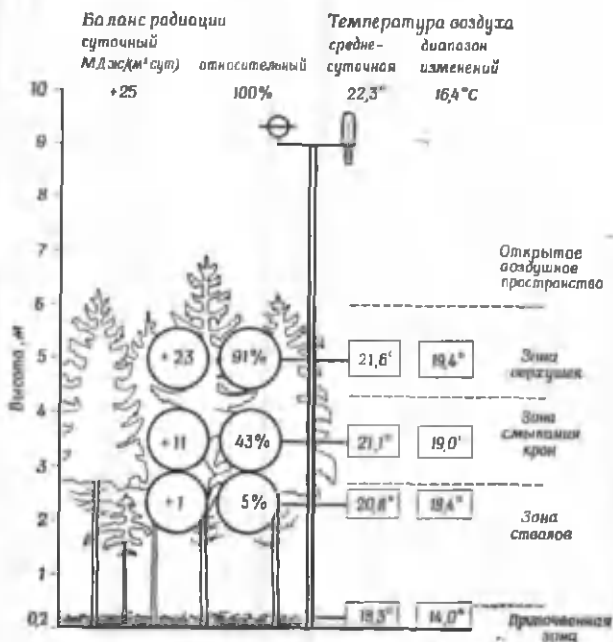


Рис. 167. Баланс радиации и температура воздуха (среднесуточная и колебание в течение суток) в густом молодом ельнике и над ним в хорошую погоду в середине лета. Наиболее сильный энергообмен происходит в верхушках крон; там же и суточные колебания температуры воздуха имеют наибольшую амплитуду. Вблизи почвы, куда проникает лишь очень небольшая часть радиации, температура воздуха остается выравненной и прохладной. (См. также рис. 11.) (По Baumgartner, из Geiger, 1961.)

листа могут возникнуть разности температур (рис. 166). Это относится и к ночному охлаждению. При отсутствии ветра края и верхушки листьев имеют более низкую температуру, чем остальные участки листовой пластинки. Именно там прежде всего осаждаются роса и иней, и при отдаче тепла путем излучения эти места замерзают в первую очередь.

В кронах деревьев и высокоствольных насаждениях энергообмен происходит главным образом в узкой зоне, близкой к поверхности ценоза (рис. 167). В обменно-активном слое («эффективная поверхность фитоценоза») наиболее отчетливо выражена термическая индивидуальность различных частей растений, так же как и изменчивость температуры во времени. Здесь листья и ветви днем нагреваются сильнее всего, а после захода солнца быстрее всего охлаждаются. На периферии крон суточное колебание температуры в среднем на 2—4° больше, чем в свободном воздушном пространстве. Под покровом листьев и в густом фитоценозе интенсивность радиации быстро падает и в то же время создаются препятствия для излучения. Общий энергообмен внутри фитоценоза понижен, так что здесь господствуют выравненные температуры. В густых тропических лесах колебания температур еще меньше. В зоне крон одного дождевого леса (Берег Слоновой Кости) разница между годовичным минимумом и максимумом температуры воздуха составила 12°, а диапазон суточных колебаний температур — от 4° (июнь) до 10° (декабрь). Вблизи почвы (1 м над землей) годовичный диапазон температур был 9°, а суточный — всего лишь от 2 до 4°. Сходные суточные амплитуды были найдены в Суринаме в припочвенной зоне дождевого леса: 2—5° в период дождей, 8—10° в сухой период.

Тепловой режим биосферы

Закономерности теплового режима, которые были выявлены на примере фитоценоза, действуют и во всей биосфере. Изучение радиационного и теплового режимов Земли относится к области геофизики; уравнение энергетического баланса [формула (50)] — это экологическое приложение уравнения для расчета теплового режима целых районов. В геофизике выпадает пренебрежимо малый компонент баланса энергообмена, связанный с процессами метаболизма (Q_M), а зато тепловой поток в почве (Q_N) приобретает большее значение.

Соотношение между Q_R , Q_B , Q_K и Q_V локально изменяется характерным образом в соответствии с типом и густотой растительного покрова (рис. 168 и табл. 46).

В течение длительных промежутков времени (годы) тепловые потоки в почве и в растительности компенсируют друг друга, так что в годовом энергетическом балансе фигурируют только величини-

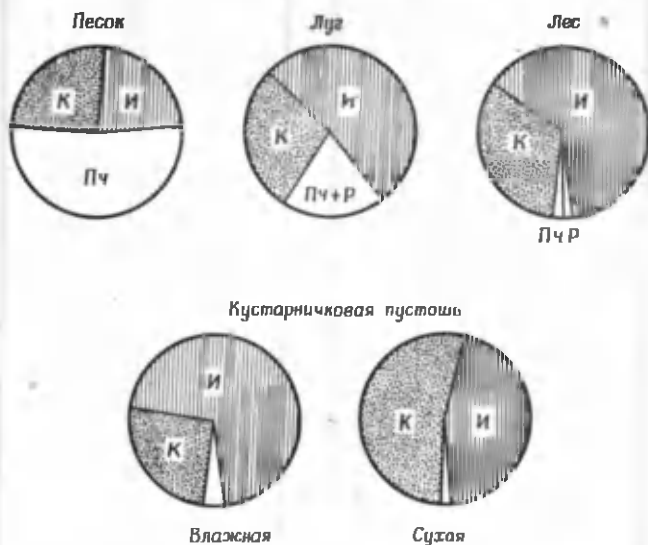


Рис. 168. Энергообмен песчаного поля, луга и густого ельника при высоком стоянии солнца и альпийской кустарничковой пустыши (*Loiseleurietum*) при хорошем водоснабжении и после 5-дневного засушливого периода. *К* — конвекция; *И* — испарение; *Пч* — тепловой поток в почве; *Р* — накопление тепла в растительном покрове. (Berger-Landefeldt, 1967; Cernusca, 1976b.)

ны Q_s , Q_k и Q_v . На соотношение $Q_k : Q_v$ (отношение Боуэна) влияет кроме густоты растительного покрова также и доступность воды. Достаточно нескольких жарких и сухих летних дней, чтобы сильно сместить отношение Боуэна в пользу тепловой конвекции (рис. 168). Вблизи обширных водных поверхностей и сильно транспирирующих растительных сообществ большая часть поступающей лучистой энергии расходуется в течение дня на испарение воды и нижние слои воздуха нагреваются умеренно. Поэтому густой растительный покров благодаря своему тепловому и водному режиму смягчает климат в близлежащей зоне и создает таким образом более благоприятные жизненные условия в биосфере.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ РАСТЕНИЙ

Температурные пределы жизни
и диапазоны для отдельных жизненных процессов

Достаточное и соразмерное количество тепла является основной предпосылкой для жизни. Для каждого отдельного жизненного процесса существуют определенные температурные границы и

Таблица 46. Соотношение $Q_K : Q_V$ для различных растительных сообществ и местообитаний летом (по измерениям различных авторов, из Cernusca, 1976, 1977)

Растительный покров	$Q_K : Q_V$
<i>Леса</i>	
хвойные	0,5—0,7
лиственные	0,2—0,5
<i>Луговая растительность</i>	
наивысший уровень биомассы	0,3—0,8
скошенная	0,2—0,3
сухая	2—7
<i>Кустарничковые пустоши</i>	0,3—0,7
<i>Несомкнутые ценозы</i> (тундра, высокогорье)	2—4

некоторый оптимум, после перехода через который продуктивность вновь снижается. С гармоничным взаимодействием всех этих процессов и с нарушениями их координации, возникающими при слишком низких или слишком высоких температурах, связаны характерные для каждого вида и каждой стадии развития кардинальные температурные пределы, которые, однако, не являются константами, а могут сдвигаться в пределах генетически зафиксированной нормы реакции в результате приспособления к условиям среды. Наземные листостебельные растения, как правило, растут в широком температурном диапазоне — они *эвритермны*. Их жизненный интервал в активном состоянии простирается в большинстве случаев от -5 до примерно $+55^{\circ}\text{C}$, т. е. охватывает 60 градусов, причем между $+5$ и $+40^{\circ}\text{C}$ эти растения продуктивны (рис. 169). Среди водных растений и особенно среди таллофитов имеются *стенотермные* виды, приспособленные к очень узким, иногда экстремальным, температурным зонам. Например, снеговые и ледовые водоросли (*Chlamydomonas nivalis* на снежных полях высокогорий, различные зеленые и диатомовые водоросли в полярных льдах и т. п.) растут только вблизи точки замерзания. Стенотермными являются также многие паразитические бактерии и грибы: они приспособлены к температурам, при которых лучше всего протекает инфекция и распространение в организме хозяина.

Для экологических выводов необходимо знать следующие границы функционирования и температурные потребности различных видов растений.

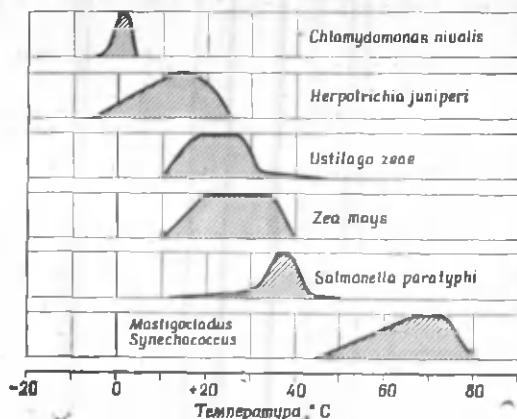


Рис. 169. Температурные интервалы роста различных растений. При низких температурах существуют *Chlamydomonas nivalis* и другие снеговые водоросли, а также черная снежная плесень (*Herpotrichia juniperi*), которая поражает покрытые снегом ветви хвойных. Рост мицелия кукурузной головки (*Ustilago zaeae*) в значительной мере координирован со степенью активности растения-хозяина. Паразитам теплокровных организмов, таким, как *Salmonella paratyphi*, свойствен особенно узкий температурный оптимум для роста. При крайне высоких температурах развиваются только термофильные бактерии и сине-зеленые водоросли, например виды *Mastigocladus* и *Synechococcus* из гейзеров. (По данным Went, 1957; Altman, Dittmer, 1966; Rauber, Meinl, Engel, 1968; Kol, 1968; Brock, 1967; de Wit, Brouwer, Penning de Vries, 1970; Müller, Löffler, 1971.)

1. Температурные границы жизни

Это самые низкие и самые высокие температуры, которые выдерживает данное растение. При этом надо различать «латентные» и летальные границы. После перехода через латентную границу активные жизненные процессы обратимо снижаются до минимального уровня и протоплазма впадает в тепловое или холодное оцепенение. При достижении летальной границы возникают необратимые повреждения и жизнь прекращается (рис. 170). Устойчивость к сильной жаре и к холоду выгодна для любого растения, но особенно для видов, избегающих конкуренции, — видов, которые в благоприятных температурных условиях не способны выдерживать борьбу за существование и отступают на свободные и поэтому климатически более экстремальные местообитания.

2. Температурный диапазон для достаточного баланса веществ и оптимум для диссимиляции и ассимиляции

Благоприятная температура — это основная предпосылка для хорошего прироста, а тем самым и для конкурентоспособности растения в фитоценозе. Температурные пределы для фотосинтетического усвоения углерода у большинства растений в состоянии активной вегетации всего лишь примерно на 5° уже, чем интервал между холодным повреждением и гибелью листьев от перегрева

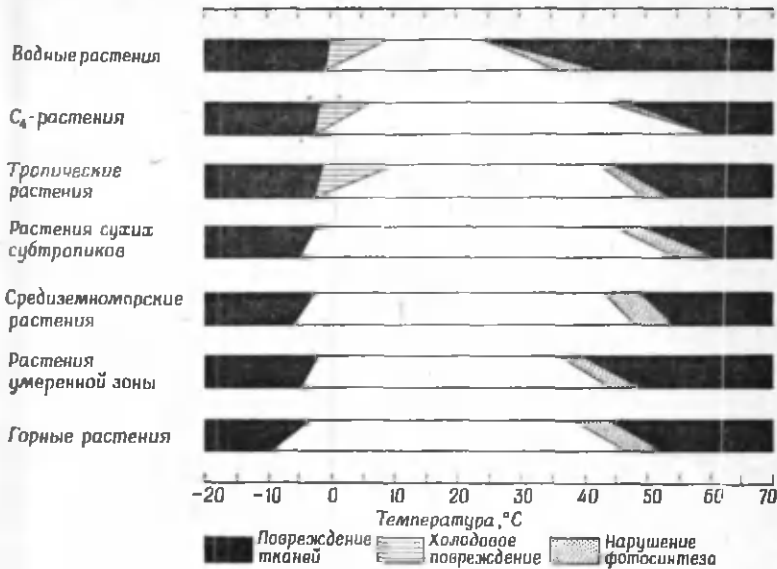


Рис. 170. Температурные границы жизни и нетто-фотосинтеза растений в состоянии активной вегетации. Зачерненные участки — прямое повреждение морозом и жарой; заштрихованные участки — нарушения обмена веществ при низкой температуре, которые постепенно приводят к необратимым повреждениям; участки, покрытые точками, — нарушение поглощения CO_2 при жаре. Белая зона — область нормальных функций. На верхнем крае каждого прямоугольника указаны температурные границы для жизни и продуктивности наиболее чувствительных к холоду и жаре видов каждой группы растений, на нижнем крае — соответствующие величины для наиболее устойчивых видов. (По данным многих авторов, из Wagner, 1975.)

(рис. 170). Некоторые C_4 -растения могут поглощать CO_2 даже в крайних участках своего жизненного диапазона. В отличие от этого оптимальный температурный диапазон для нетто-фотосинтеза (см. рис. 46 и табл. 6) и прироста сухого вещества у большинства видов не шире $10\text{--}15^\circ$. Быстрый рост побегов также возможен лишь в зоне шириной $10\text{--}20^\circ$, однако температурный оптимум для этого процесса лежит, как правило, несколько выше, чем оптимум для нетто-фотосинтеза. Для удлинения побегов растений умеренной зоны наиболее благоприятны температуры от 15 до 25°C , а для растений тропиков и субтропиков — от 30 до 40°C . Растяжение побегов у большинства растений умеренной зоны начинается уже при температуре на несколько градусов выше нуля, а у тропических растений только при $12\text{--}15^\circ\text{C}$. У растений холодных областей, раноцветущих видов и горных растений процессы роста можно обнаружить уже при температуре около 0°C .

Температурные границы для роста корней в длину в большинстве случаев очень широки. У древесных растений умеренной зоны нижний предел лежит между 2 и 5 °С; поэтому не удивительно, что корни начинают расти еще до распускания почек и что их рост продолжается до поздней осени (см. рис. 203). Растения теплых стран предъявляют более высокие требования. Корни *Citrus* растут только при температурах выше 10 °С; в области естественного распространения этого рода температура почвы даже в самое холодное время года не опускается ниже указанного уровня, но этот фактор ограничивает возможности культуры цитрусовых, так как плоды у них созревают зимой и потому как раз в холодное время им требуется обильное снабжение водой и питательными веществами.

Процессы деления и дифференциации клеток могут, хотя и очень медленно, проходить даже зимой при низких температурах (например, в почках плодовых деревьев). Однако для активной митотической деятельности нужны, по-видимому, более высокие температуры — примерно на 5° выше, чем для процесса растяжения. Впрочем, кардинальные температуры для роста могут довольно значительно изменяться в зависимости от температурной адаптации, фазы развития, сезона и времени суток. Чередование дневной и ночной температур почти всегда полезно. В этом проявляется ориентировка на суточную ритмику температуры (термопериодизм, см. стр. 326). Растения континентальных областей, для которых характерен четкий суточный ход температуры, развиваются лучше всего, если ночь на 10—15° холоднее, чем день, большинство растений умеренной зоны — при разнице температур 5—10°, тропические растения при еще меньшей амплитуде (около 3°) (рис. 171). Сахарный тростник и земляной орех хорошо растут без суточного ритма температуры; есть и такие виды — например, узамбарская фиалка (*Saintpaulia ionantha*) и североамериканская желтая сосна (*Pinus ponderosa*), — которые предпочитают более высокую ночную температуру. Вообще на растяжение во многих случаях больше влияет ночная температура, чем дневная.

3. Температурные границы и потребность в тепле для репродуктивных процессов

Для сохранения популяции и расселения вида недостаточно того, чтобы отдельные растения переживали экстремальные ситуации и более или менее длительно вегетировали: нужны также подходящие условия для образования цветков, созревания и прорастания семян. Температурный диапазон для этих процессов часто бывает иным, нежели для роста и формирования вегетативных органов.

Температурные кардинальные точки для прорастания спор и семян должны соответствовать тем условиям, при которых возможно непрерывное дальнейшее развитие молодых растений.

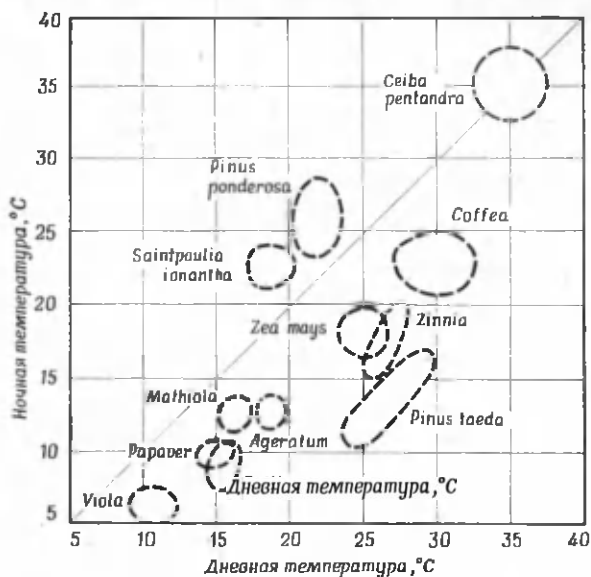


Рис. 171. Области оптимальных температур для роста и развития различных растений. (По Went, 1957, с использованием экспериментальных данных ряда авторов: Kramer, 1958; Kwakwa, 1964; Laurie, Kiplinger, 1944; Tinus, 1973.)

Температурный интервал для прорастания семян у видов с обширным ареалом бывает достаточно широким, если в пределах ареала существуют большие различия в температурных условиях. Семена тропических растений прорастают лучше всего (т. е. дают наибольший процент прорастания) при температурах от 15 до 30 °C, семена растений умеренной зоны — от 8 до 25 °C, семена горных растений — от 5 до 30 °C (табл. 47). Скорость прорастания увеличивается с повышением температуры. Семена, прорастающие летом (в большинстве случаев принадлежащие видам северного происхождения), в отличие от прорастающих зимой (из областей с мягкой зимой) прорастают при низких температурах чрезвычайно медленно, и только тогда, когда субстрат для проращивания семян нагреется до температуры выше 10 °C, они быстро наверстывают упущенное (рис. 172). Благодаря этому достигается временное приспособление к благоприятному для развития молодых растений сезону. У некоторых растений имеются сложные механизмы, препятствующие прорастанию семян в неблагоприятное время. Семена многих древесных растений из областей с холодными зимами (многих лесных деревьев, розоцветных) и семена горных растений (например, *Silene acaulis*, многих *Primulaceae*) прорастают

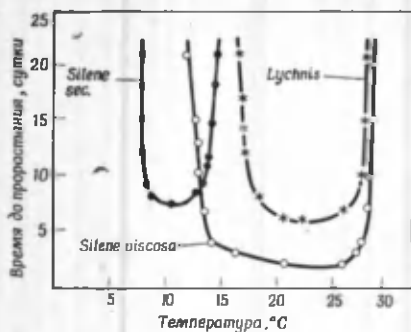


Рис. 172. Влияние температуры на скорость прорастания свежесобранных семян различных видов Caryophyllaceae. Мерой этой скорости служит время прорастивания (в днях) до прорастания 50% всех всхожих семян. *Silene secundiflora* происходит из южной средиземноморской области, *S. viscosa* — из областей средней и восточной Европы с континентальным климатом; вид *Lychnis flos-siculi* распространен главным образом в районах, находящихся под влиянием океана. У средиземноморских видов

семена прорастают зимой, это может быстро происходить уже при низких температурах; северные виды с более высокой потребностью в тепле прорастают летом; континентальный вид обладает широким температурным оптимумом для прорастания. (Thompson, 1970.)

легче, если они в набувшем состоянии долго подвергались воздействию низких температур или мороза.

Таблица 47. Минимальные, оптимальные и максимальные температуры для прорастания семян и спор (по данным многих авторов).

Все эти величины иногда значительно варьируют в зависимости от суточного чередования температур (термопериодизм) и других внешних и внутренних факторов (свет, влажность почвы, степень зрелости, возраст семян и готовность их к прорастанию)

Группа растений	Минимум, °C	Оптимум, °C	Максимум, °C
Споры фитопатогенных грибов	0—5	15—30	30—40
Злаки			
Луговые злаки	3—4	~25	~30
Зерновые культуры умеренной зоны	(0) 2—5	20—25	30—35
Рис	10—12	30—32	36—40
C ₄ -злаки субтропиков и тропиков	(8) 10—20	32—40	45—50
Травянистые двудольные			
Растения тундры и горные растения	(3) 5—10	20—30	
Луговые травы	(1) 2—5	20—30	35—45
Культурные растения (умеренная зона)	1—3(6)	15—25	30—40
Культурные растения (субтропики и тропики)	10—20	30—40	45—50
Деревья умеренной зоны			
Хвойные	4—10	15—25	35—40
Лиственные		20—30	

Цветение индуцируется только в узком температурном интервале, а для развития и распускания цветков благоприятны уже иные температуры. Озимые однолетние и двулетние растения нуждаются для нормального цветения в холодном времени года (это относится и к почкам некоторых древесных растений, например персика). Они становятся готовыми к цветению только в том случае, если несколько недель подвергались воздействию температур между -3 и $+13^{\circ}\text{C}$, лучше всего от $+3$ до $+5^{\circ}\text{C}$ (яровизация). Если холодный период слишком короток, наступает несвоевременно или прерывается подъемом температуры выше 15°C , то эффект отсутствует.

Для созревания *плодов* и *семян* требуется больше тепла, чем для окончания роста побегов и корней. В местообитаниях с коротким и в то же время прохладным вегетационным периодом для сохранения вида выгодно, чтобы растение было способно к образованию ползучих побегов, корневых отпрысков или к вегетативному размножению другими способами. Самые холодные районы, так же как и самые сухие, заселяются почти исключительно споровыми растениями, которые образуют репродуктивные органы с минимальными затратами.

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ГРАНИЦЫ ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ

Экстремальные температуры на Земле

Только под водой и глубоко в почве температуры всегда остаются в безопасных для растений и благоприятных для их жизнедеятельности пределах примерно от 0 до $20-25^{\circ}\text{C}$. В верхних слоях почвы, в приливной зоне и на мелководье имеют место суточные, а вне экваториальной зоны и сезонные колебания температуры между крайними значениями, которые могут быть опасны для жизни растений.

Особенно высокие температуры воздуха встречаются в тропическом поясе; в Ливии, Мексике и Калифорнии были отмечены абсолютные максимумы $57-58^{\circ}\text{C}$. Примерно на 23% всей поверхности суши можно ожидать среднегодового максимума температуры воздуха выше 40°C , что при сильной радиации означает, что растения могут там нагреваться до температур около 50°C и выше. Вне этих жарких областей местами возможен сильный перегрев до 60 и 70°C , прежде всего на скалах и в других открытых для солнечных лучей местообитаниях. Самые жаркие из населенных живыми организмами места на Земле — это гейзеры, в которых температура воды может достигать $92-95^{\circ}\text{C}$; при температурах до 90°C могут возникать колонии бактерий.

Самая низкая температура на Земле была зарегистрирована в Антарктике — около -90°C ; в Гренландии и в Восточной Си-

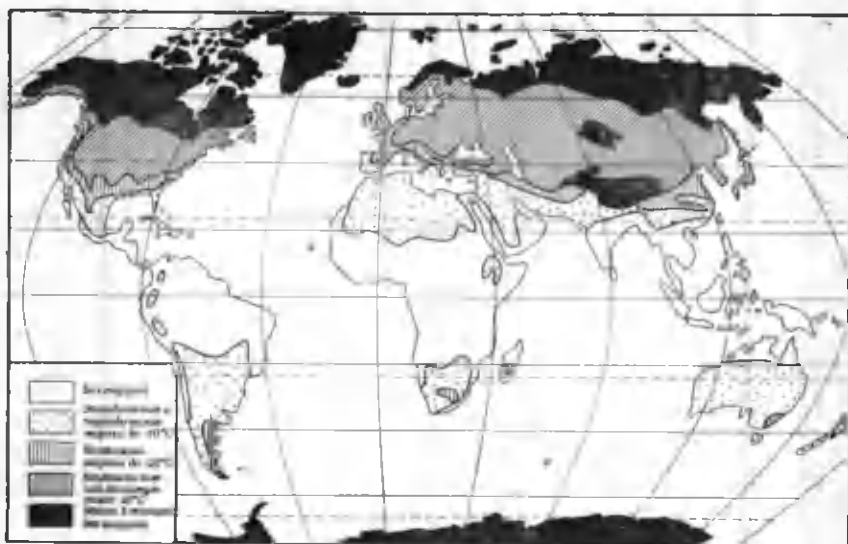


Рис. 173. Распространенность морозов на земном шаре. (По данным Walter, Lieth, 1967; Blüthgen, 1964.)

бири отмечались минимальные температуры воздуха от -66 до -68 °С. Относительно сильные морозы (средний годовой минимум температуры воздуха ниже -20 °С) обычны на 42% поверхности Земли, только на одной трети суши температура не опускается ниже нуля (рис. 173). Очень важно, наступают ли морозы в данном районе периодически в определенное время года или же эпизодически. Эпизодические морозы, хотя они редко бывают сильными, в большинстве случаев опаснее, так как могут захватить растения врасплох в чувствительной фазе их вегетации. Напротив, к ежегодным зимним холодам растения подготавливаются, организуя ход своей вегетации так, что постепенно закаляются и выживают без повреждения.

Действие температурного стресса

Жара и мороз вредят жизненным функциям и ограничивают распространение вида в зависимости от их интенсивности, продолжительности и периодичности, но прежде всего от состояния активности и степени закалки растений. *Стресс — это всегда необычная нагрузка*, которая не обязательно должна быть опасной для жизни, но которая непременно вызывает в организме «реакцию тревоги», если только он не находится в выраженном состоянии оцепенения. Покоящиеся стадии, такие, как сухие споры, а также

пойкилогидрические растения в высохшем состоянии, нечувствительны, так что они могут пережить без повреждения любую отмеченную на Земле температуру (см. табл. 49).

Протоплазма вначале отвечает на стресс резким усилением метаболизма. Повышение интенсивности дыхания, которое наблюдают в качестве стрессовой реакции (рис. 47), отражает попытку исправить уже появившиеся дефекты и создать ультраструктурные предпосылки для приспособления к новой ситуации. Стрессовая реакция — это борьба механизмов адаптации с деструктивными процессами в протоплазме, ведущими к ее гибели.

Гибель клеток от перегрева и холода

Если температура переходит критическую точку, клеточные структуры и функции могут повреждаться так внезапно, что протоплазма тотчас же отмирает. В природе такое внезапное разрушение нередко происходит при эпизодических морозах, например при поздних заморозках весной. Но повреждения могут возникать и постепенно; отдельные жизненные функции выводятся из равновесия и угнетаются, пока, наконец, клетка не отомрет в результате прекращения жизненно важных процессов.

Картина повреждения

Различные жизненные процессы неодинаково чувствительны к температуре (рис. 174). Сначала прекращается движение протоплазмы, интенсивность которого непосредственно зависит от энергоснабжения за счет процессов дыхания и от наличия высокоэнергетических фосфатов. Затем снижаются фотосинтез и дыхание. Для фотосинтеза особенно опасна жара, дыхание же наиболее чувствительно к холоду. У поврежденных холодом или жарой растений после возвращения в умеренные условия уровень дыхания сильно колеблется и часто бывает ненормально повышен. Повреждение хлоропластов ведет к длительному или необратимому угнетению фотосинтеза. В конечной стадии утрачивается полупроницаемость биомембран, разрушаются клеточные компартменты, особенно тилакоиды пластид, и клеточный сок выходит в межклетники.

Причины гибели при перегреве

Высокая температура быстро приводит к гибели из-за повреждения мембран и прежде всего в результате инактивации и денатурации белков. Даже если из строя выходят только немногие, особенно термолабильные ферменты, это ведет к расстройству обмена нуклеиновых кислот и белков и в конце концов — тоже к гибели клеток. Растворимые азотистые соединения накапливаются при

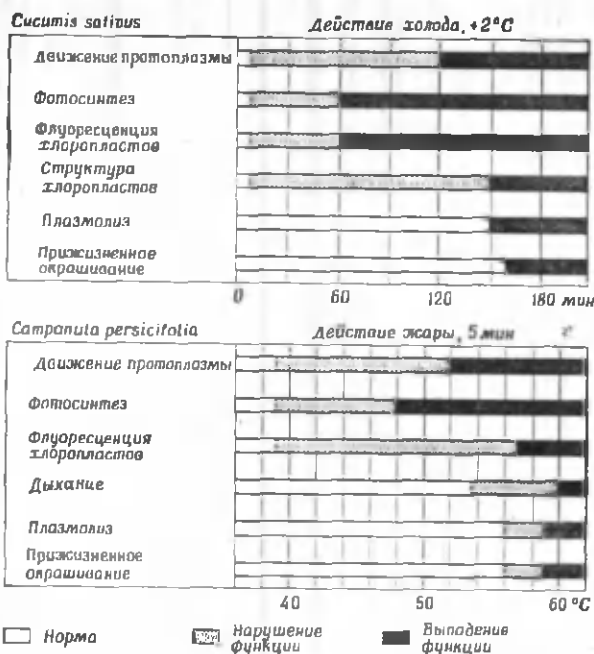


Рис. 174. Нарушение различных клеточных функций под действием холода и жары. «Выпадение функции» означает окончательное повреждение. (Александров, 1964; Кислюк, 1964.)

этом в таких больших концентрациях, что они диффундируют из клеток и теряются; кроме того, образуются ядовитые продукты распада, которые не могут больше обезвреживаться в ходе обмена веществ.

Гибель от охлаждения и от мороза

При повреждении протоплазмы холодом следует различать, вызвано ли оно самой по себе низкой температурой или же замерзанием. Некоторые растения тропического происхождения повреждаются уже при снижении температуры до нескольких градусов выше нуля. Подобно гибели от перегрева, гибель от охлаждения тоже бывает прежде всего связана с дезорганизацией обмена нуклеиновых кислот и белков, но здесь играют роль также нарушения проницаемости и прекращение тока ассимилятов.

Растения, которым охлаждение до температур выше нуля не причиняет вреда, повреждаются только при температурах ниже нуля, т. е. в результате образования льда в тканях. Богатые водой, незакаленные протопласты могут легко замерзнуть; при этом внут-

ри клетки мгновенно образуются ледяные кристаллики, и клетка погибает. Чаще всего лёд образуется не в протопластах, а в межклетниках и клеточных стенках. Такое образование льда называют внеклеточным. Выкристаллизовавшийся лёд действует как сухой воздух, так как упругость пара надо льдом ниже, чем над переохлажденным раствором. В результате от протопластов отнимается вода (рис. 175), они сильно сжимаются (на $\frac{2}{3}$ своего объема) и концентрация растворенных веществ в них возрастает. Перемещение воды и замерзание продолжают до тех пор, пока в прото-

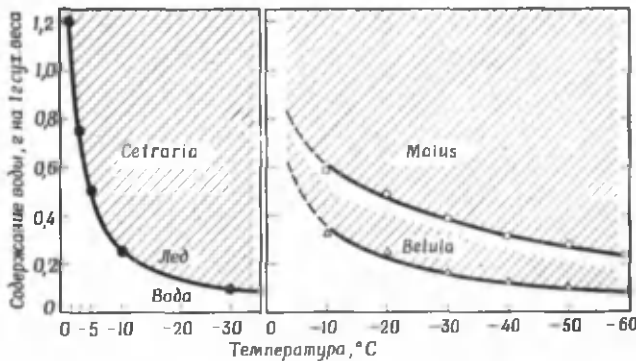


Рис. 175. Соотношение между количествами незамерзшей воды и льда в лишайнике *Celraria richardsonii* и в ветвях яблони Антоновки и березы, находящихся в состоянии зимнего покоя, при прогрессирующем снижении температуры. Основная масса воды замерзает при температуре выше -10°C , но и при более низких температурах вода продолжает превращаться в лёд. Уменьшение количества воды в результате ее замерзания действует на протоплазму подобно высушиванию. (По Scholander, Flagg, Hock, Irving, из Levitt, 1956, и по данным Красавцева, 1968.)

плазме не установится равновесие сосущих сил между льдом и водой. Положение равновесия зависит от температуры; при температуре -5°C равновесие наступает примерно при 60 бар, а при -10°C — уже при 120 бар. Таким образом, низкие температуры действуют на протоплазму так же, как высушивание. Морозоустойчивость клетки более высока, если вода прочно связана со структурами протоплазмы и осмотически связана. При обезвоживании цитоплазмы (безразлично, в результате засухи или замерзания) инактивируются ферментные системы, ассоциированные с мембранами, — системы, участвующие главным образом в синтезе АТФ и в процессах фосфорилирования (У. Хебер, К. Сантариус). Инактивацию вызывают чрезмерные и потому токсичные концентрации ионов солей и органических кислот в незамерзшем остаточном

растворе. Напротив, сахара, производные сахаров, определенные аминокислоты и белки защищают биомембраны и ферменты от вредных веществ (Н. А. Максимов, И. И. Туманов, О. А. Красавцев). Наряду с этим есть указания на то, что при замерзании белки денатурируются, что также ведет к повреждению мембран (Дж. Левитт).

Термоустойчивость

Термоустойчивость — это способность организма переносить большую жару или холод без необратимого повреждения. Термоустойчивость растения складывается из способности протоплазмы переносить экстремальные температуры (толерантность по Дж. Левитту) и из эффективности мер, которые замедляют или предотвращают развитие повреждений (избегание). Компоненты термоустойчивости схематически представлены на рис. 176.

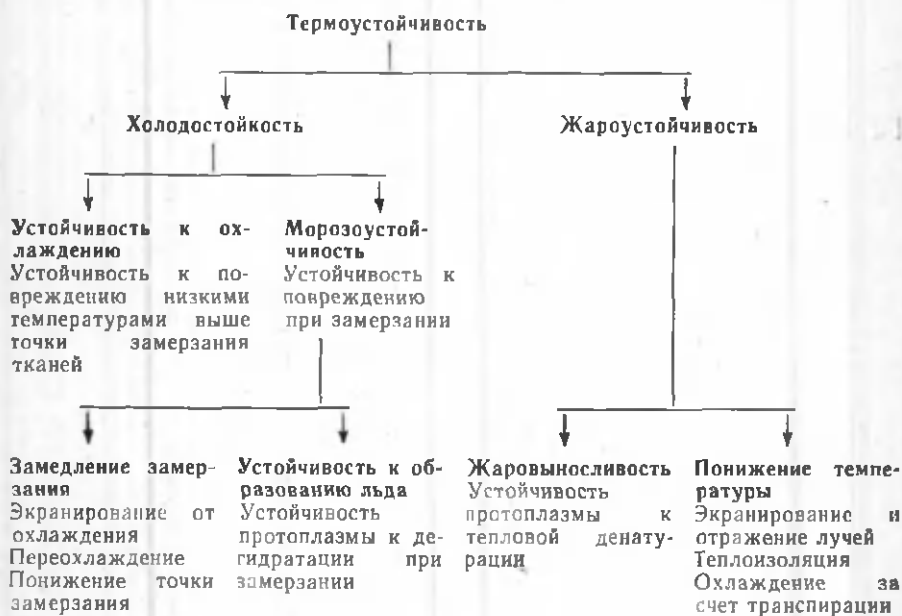


Рис. 176. Компоненты термоустойчивости. (Levitt, 1958.)

Меры, позволяющие избегать повреждения

Возможные способы защиты клеток от температурного повреждения немногочисленны и не очень эффективны. Изоляция от перегрева и охлаждения может дать лишь кратковременную защиту. Так, например, в густых кронах деревьев или у подушечных рас-

тений почки, листья и цветки, находящиеся в глубине и ближе к земле, меньше подвергаются опасности замерзнуть в результате отдачи тепла путем излучения, чем наружные части растения. Виды хвойных с особенно толстой коркой лучше выдерживают пожары в подлеске. Общее же значение имеют главным образом две защитные меры: замедление образования льда в тканях и (при жаре) охлаждение путем отражения падающих лучей и с помощью транспирации.

Замедленное образование льда в тканях. Растворенные вещества понижают точку замерзания растворов. Клеточный сок замерзает в зависимости от его концентрации при температурах от -1 до -5 °С; клетки, соединенные в ткани, замерзают при несколько более низкой температуре, чем клеточный сок, так как помимо осмотически обусловленной *депрессии точки замерзания* здесь действуют и другие силы, связывающие воду (например, матричные). Кроме того, вода в клетках способна к переохлаждению, т. е. она может охлаждаться ниже точки замерзания без немедленного образования льда. Однако переохлажденное состояние неустойчиво, оно редко сохраняется дольше нескольких часов и в лучшем случае помогает избежать заморозка, вызванного излучением. Лишь очень редко возможно бывает постоянное переохлаждение до низких тем-

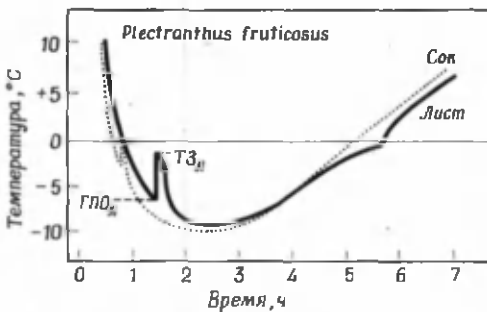


Рис. 177. Ход изменения температуры в листе и в соке, отжатом из листа *Plectranthus*, во время опыта с замораживанием. В момент 0 пробы были перенесены в предварительно охлажденную камеру. Там их температура быстро снижалась до границы переохлаждения (ГПО_л). Лист переохлаждался до более низкой температуры (до точки замерзания листа, ТЗ_л, — приблизительно до -6°C), чем фильтровальная бумага, пропитанная отжатым соком (примерно до -2°C). С началом процесса замерзания температура в листе и в соке внезапно повышалась в результате освобождения теплоты кристаллизации, а затем вновь медленно понижалась. Наивысшая температура, достигнутая при этом экзотермическом процессе, может считаться точкой замерзания (тканей листа, ТЗ_л, или системы отжатый сок — фильтровальная бумага). При оттаивании повышение температуры листа замедляется в области точки замерзания благодаря расходованию теплоты плавления. (Ulrich, Mäde, 1940.) Совершенно аналогичный ход замерзания установил еще в 1914 г. Н. А. Максимов.

ператур (-20°C и даже ниже), как, например, в тканях почек азалии или в древесинной паренхиме некоторых лиственных деревьев. Переохлаждение и последующее замерзание можно обнаружить, если тщательно следить за снижением температуры в растении. Сначала температура ткани понижается лишь с небольшим запозданием по сравнению с охлаждением воздуха до температур ниже нуля. Затем происходит внезапный подъем температуры в результате освобождения теплоты кристаллизации, что указывает на начало замерзания (рис. 177). Наивысшая температура, которую можно измерить во время образования льда после переохлаждения, соответствует точке замерзания ткани. Как только устанавливается равновесие между жидкой и твердой фазами, температура вновь понижается. Точку замерзания ткани можно считать границей зоны ослабления стресса.

Понижение точки замерзания дает хотя и ограниченную, но надежную защиту от мороза — единственную, на которую растения могут рассчитывать в период вегетации и которая может быть совершенно достаточной даже зимой для вечнозеленых листьев средиземноморских и субтропических растений (табл. 48). Листьям, закончившим дифференциацию, чаще всего не угрожает опасность замерзания вплоть до температур от -3 до -5°C , а к зиме температура замерзания в связи с накоплением осмотически активных компонентов клеточного сока в вечнозеленых листьях снижается еще на $2-5^{\circ}\text{C}$. Только молодые листья, цветки и сочные плоды замерзают уже при температуре от -1 до -2°C .

Таблица 48. Холодостойкость (температура, при которой начинается повреждение), начало замерзания (температура, при которой начинается образование льда) и «льдоустойчивость» вечнозеленых листьев и хвои зимой. Льдоустойчивость соответствует разности между холодостойкостью и началом замерзания (из Larcher, 1973)

Растение	Холодостойкость, $^{\circ}\text{C}$	Начало замерзания, $^{\circ}\text{C}$	Льдоустойчивость, $^{\circ}\text{C}$
<i>Eucalyptus globulus</i>	-3	-3	Нет
<i>Citrus limon</i>	-5	-5	»
<i>Ceratonia siliqua</i>	-5	-5	»
<i>Nerium oleander</i>	-7	-7	»
<i>Olea europaea</i>	-10	-10	»
<i>Pinus pinea</i>	-11	-7	4
<i>Quercus ilex</i>	-13	-8	5
<i>Cupressus sempervirens</i>	-14	-5	9
<i>Taxus baccata</i>	-20	-6	14
<i>Abies alba</i>	-30	-7	23
<i>Picea abies</i>	-38	-7	31
<i>Pinus cembra</i>	-42	-7	35

Охлаждение путем отражения падающих лучей и с помощью транспирации. Опасное повышение температуры растений возможно (если не считать пожаров) только при сильной инсоляции. Повышенное отражение падающих лучей противодействует крайнему перегреву, так же как и расположение листьев под малым углом к солнечным лучам. Существуют деревья из семейства бобовых, которые при температуре воздуха выше 35°C , несмотря на хорошее водоснабжение, отвесно складывают листочки своих сложных листьев и благодаря этому вдвое сокращают поглощение радиации.

Защитой от перегрева служит также транспирационное охлаждение. Пока возможна быстрая подача больших количеств воды к листьям, они остаются у пустынных и степных растений на $4\text{--}6^{\circ}$ (а иногда даже на $10\text{--}15^{\circ}$) холоднее окружающего воздуха; в противном случае они повреждались бы (см. рис. 164).

Устойчивость протоплазмы

Длительное и регулярно повторяющееся воздействие крайних температур растения могут выдерживать только в том случае, если сама протоплазма жаро- или морозоустойчива. Эта особенность обусловлена генетически и поэтому у разных видов и даже сортов выражена в разной степени. Однако это не такое свойство, которое присуще растению постоянно и всегда в одинаковой мере. Проростки, весенние побеги древесных растений в период их интен-

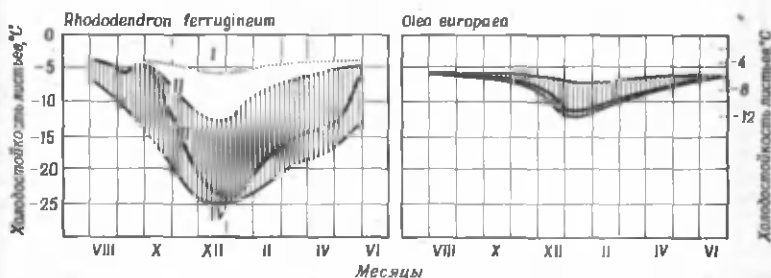


Рис. 178. Изменения холодостойкости и температуры начала замерзания листьев у рододендрона и маслины на протяжении года. Для специфической устойчивости того или иного вида характерны степень закалки и выраженность тенденции к ее потере в то время года, когда возможны морозы, а также «расстояние» между началом замерзания (пунктирная кривая) и начинающимся повреждением. Листья маслины в случае их замерзания повреждаются и зимой; листья рододендрона переносят зимой образование льда и приобретают закалку к морозу. Заштрихованная область — промежуток между *минимальной устойчивостью* после потери закалки в результате многодневного пребывания в теплом помещении и *максимальной устойчивостью*, которая может быть достигнута постепенным закачиванием. Где-то между этими пределами находится, в зависимости от предшествовавшей погоды, *фактическая холодостойкость* растений в открытом грунте. (По Pisek, Schiessl, 1947; Larcher, 1954, 1963, и неопубликованным данным.)

сивного растяжения, культуры микроорганизмов в фазе экспоненциального роста вряд ли способны закаливаться и поэтому чрезвычайно чувствительны к температуре.

Устойчивость к образованию льда и закаливание к действию мороза. В областях с сезонным климатом наземные растения приобретают осенью «льдоустойчивость», т. е. *способность переносить образование льда в тканях*. Весной, с распусканием почек они снова утрачивают эту способность, и теперь замерзание приводит к их вымерзанию. Таким образом, холодостойкость многолетних растений вне тропиков регулярно колеблется в течение года между минимальной величиной в период вегетации и максимумом в зимнее время (рис. 178). Льдоустойчивость формируется постепенно осенью. Первая предпосылка для этого — переход растения в состояние готовности к закаливанию, наступающее только тогда, когда заканчивается рост. Если *готовность* к закаливанию достигнута, то процесс закаливания может начинаться (рис. 179). Этот процесс состоит из нескольких фаз, каждая из которых подготавливает переход к следующей. По теории, разработанной И. И. Тумановым, закаливание к морозу у озимых злаков и плодовых де-

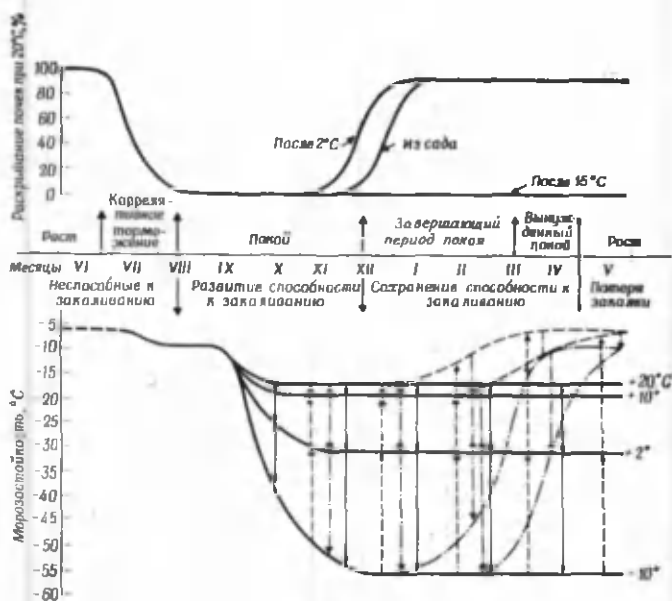
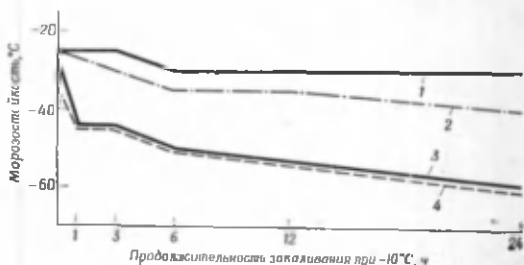


Рис. 179. Схема изменений морозостойкости яблони в связи с фазами развития и температурой внешней среды. Обозначения: — морозостойкость в состоянии покоя, - - - после начала роста, — · — после повторного закаливания; ↓ закаливание; ↑ потеря закалики; ↓ повторное закаливание. (По Тумановой, 1975.)

ревьев (эти растения изучались наиболее основательно) начинается многодневным (до нескольких недель) воздействием температур чуть выше нуля. На этой фазе, предшествующей закаливанию, в протоплазме накапливаются сахара и другие защитные вещества, клетки становятся беднее водой, а центральная вакуоль распадается на множество мелких вакуолей. Благодаря этому протоплазма оказывается подготовленной к следующей фазе, проходящей при регулярных слабых морозах от -3 до -5°C . При этом

Рис. 180. Зависимость морозостойкости ветвей различных деревьев от продолжительности закаливания при постоянной температуре -10°C . 1 — дуб; 2 — ель; 3 — сосна; 4 — береза. (По Красавцеву, 1960.)



ультраструктуры и ферменты протоплазмы перестраиваются таким образом, что клетки переносят обезвоживание, связанное с образованием льда. Только после этого растения могут, не подвергаясь опасности, вступать в заключительную фазу процесса закаливания, которая при непрерывном морозе по меньшей мере от -10 до -15°C делает протоплазму в высшей степени морозостойчивой.

Зоны эффективных температур для разных видов различны (рис. 180). Готовые к закаливанию семена березы, которые до начала процесса закаливания вымерзали бы при температуре от -15 до -20°C , переносят после окончания первой фазы закаливания уже -35°C , а при полной закалке они выдерживают даже охлаждение до -195°C . Таким образом, холод сам по себе стимулирует процесс закаливания. Если мороз ослабевает, то протоплазма опять переходит в первую фазу закаливания, однако устойчивость снова может быть поднята холодными периодами до наивысшего уровня, пока растения остаются в состоянии покоя.

В зимний период на сезонный ход морозостойкости накладываются кратковременные (индуцированные) адаптации, благодаря которым уровень устойчивости быстро приспособляется к изменениям погоды. Холод больше всего способствует закаливанию в начале зимы. В это время устойчивость может за несколько дней подняться до наивысшего уровня. Оттепель, особенно в конце зимы, вызывает быстрое снижение устойчивости растений, но и в середине зимы после выдерживания в течение нескольких дней при температуре от $+10$ до $+20^{\circ}\text{C}$ растения в значительной мере теряют закалку. Способность изменять морозостойчивость под влиянием холода и тепла, т. е. диапазон *индуцируемых адаптаций*

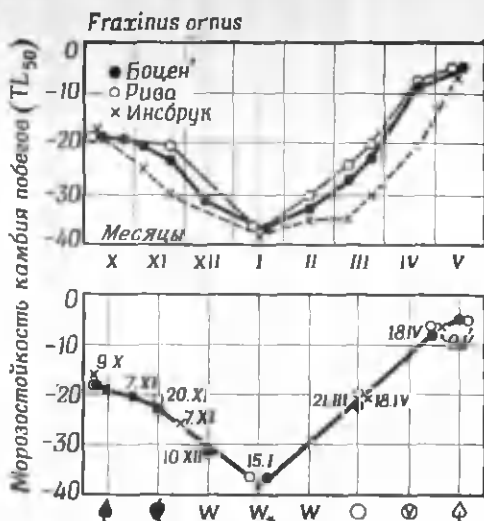


Рис. 181. Годовой ход морозостойкости камбия ветвей белого ясеня из Инсбрука, Боцены и Ривы (на оз. Гарда). *Вверху* — изменение устойчивости по месяцам, *внизу* — в сопоставлении с фенологическими фазами (символы слева направо: пожелтение листьев, набухание почек, раскрытие почек, полное распускание листьев). У отдельных точек указаны даты взятия проб; тот же фенологический аспект наступает весной в Инсбруке почти на месяц позже, чем в Боцене и на оз. Гарда. Обнаруживается, что различия в годовом ходе устойчивости у данного вида растений следует объяснять прежде всего различиями хода развития во времени. (Larcher, Mair, 1968.)

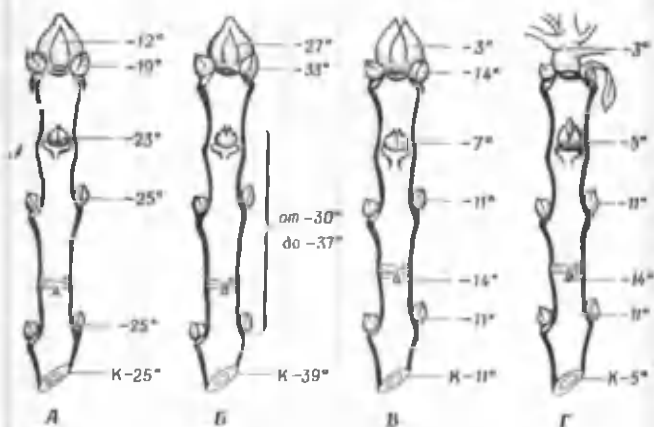


Рис. 182. Различия холодостойкости почек на одном побеге *Fraxinus ornus* в зависимости от степени развития: А — конец ноября, Б — зимой, В — начало набухания почек, Г — при весеннем распускании почек. К — камбий побега. (Mair, 1968.)

устойчивости, является конституционным признаком отдельных видов растений (см. рис. 178).

После окончания зимнего покоя способность к закаливанию и вместе с тем высокая степень закалки быстро утрачиваются. Весной существует тесная связь между активированием распускания почек и ходом изменения устойчивости (рис. 181 и 182).

Жароустойчивость. У многих растений жароустойчивость также обнаруживает сезонные изменения, которые, правда, отличаются значительно меньшей амплитудой, чем в случае морозоустойчивости. Они регулируются в основном процессами развития, а также в какой-то мере зависят от изменений температуры воздуха (рис. 183). Все растения в течение главного периода роста очень чувствительны к жаре. Многие наземные растения умеренной зо-

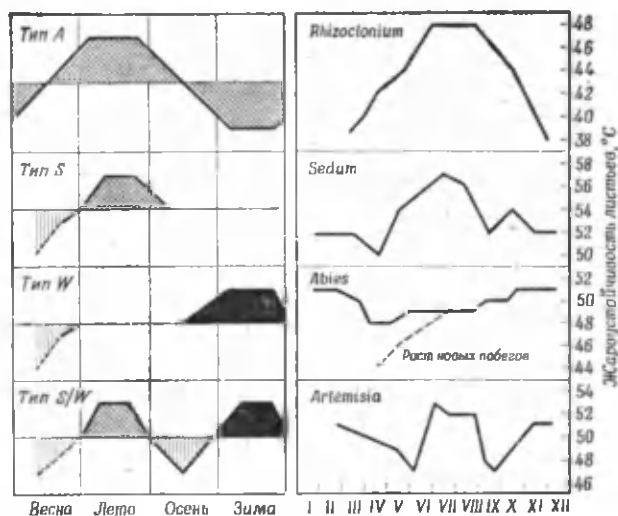


Рис. 183. Схема сезонных изменений жаростойкости различных типов растений (слева) и фактические данные о жаростойкости листьев у некоторых видов в разное время года (справа). Изменения устойчивости как приспособление к изменению внешней температуры обозначены на схеме двойной штриховкой, снижение устойчивости в период интенсивного роста — вертикальной штриховкой, повышение устойчивости во время зимнего покоя указано черным. Тип А: виды с непрерывным приспособлением жаростойкости к ходу изменения температуры местобитания (пример — водоросль *Rhizoclonium*). Тип S: виды с повышением жаростойкости в теплое время года (пример — *Sedum montanum*). Тип W: виды с повышением устойчивости в связи с изменениями протоплазмы во время зимнего покоя (пример — *Abies alba*). Тип S/W: виды с повышением устойчивости летом и зимой и двумя минимумами устойчивости в связи с повышенной активностью роста весной и осенью (пример — *Artemisia campestris* и другие степные растения). (Scholm, 1968; Biebl, Maier, 1969; Bauer, 1970; Gamper, 1976; схема по Лархеру.)

ны приобретают наибольшую жароустойчивость в период зимнего покоя. Наряду с этим экологически парадоксальным явлением, связанным с процессами развития, у наземных растений встречается также дополнительное летнее или же только одно летнее повышение устойчивости, а у некоторых растений сезонных колебаний вообще нет. Экологически целесообразно ведут себя водоросли. Как пресноводные, так и морские водоросли приспосабливают свою жароустойчивость к температуре воды; устойчивость их выше всего в конце лета, а ниже всего зимой. Годовая амплитуда тем шире, чем больше разница температур воды летом и зимой.

На тепловой стресс растения реагируют чрезвычайно быстрой *индуктивной адаптацией*. Молекулярный механизм приспособления протоплазмы к жаре основан, очевидно, прежде всего на конформационных изменениях и стабилизации структуры белковых веществ (В. Я. Александров). Закаливание к жаре может осуществляться за несколько часов, так что в жаркие дни устойчивость после полудня выше, чем утром. Обычно эта повышенная устойчивость довольно скоро исчезает, если становится прохладнее, однако в некоторых случаях протоплазма остается жароустойчивой, если растения развивались при постоянной повышенной температуре (акклиматизированные к жаре экотипы).

Конституционные типы термоустойчивости

Не все растения могут переносить низкие температуры и тем более образование льда, а также не все льдоустойчивые виды способны проходить все фазы процесса закаливания. По отношению к жаре разные виды растений тоже обладают весьма различной чувствительностью и неодинаковой закаливаемостью. Если подразделить растения в соответствии с максимальной достижимой устойчивостью, эффективностью защитных механизмов и плазматической термоустойчивостью, то получатся группировки, имеющие также и экологическое значение, поскольку специфический тип устойчивости определяет границы возможного распространения растений (табл. 49 и 50). В качестве меры устойчивости обычно приводят температуру, при которой погибает половина взятых проб растений (летальная температура TL_{50}).

Холодостойкость

В зависимости от степени и специфического характера холодостойкости можно выделить следующие группы растений.

1. **Нехолодостойкие растения.** К этой группе относятся все те растения, которые серьезно повреждаются уже при температурах выше точки замерзания: водоросли теплых морей, некоторые грибы и многие листостебельные растения тропических дождевых лесов.

Таблица 49. Максимальная термоустойчивость пойкилогидрических растений при хорошем водоснабжении и в сухом состоянии (по данным многих авторов; ссылки на источники см. у Christophersen, 1955; Biehl, 1962; Altmann, Dittmer, 1966; Zimmermann, Butin, 1973; Larcher, 1973)

Группа растений	Температура холодового повреждения, °C ¹⁾		Температура теплого повреждения °C ²⁾	
	сырые	сухие	сырые	сухие
<i>Риккетсии</i>			50—70	
<i>Бактерии</i>				
Фитопатогенные бактерии	От -15 до -196	До -253	45—56(60)	До 160
Зоопатогенные бактерии			50—70	
Преимущественно сапрофитные бактерии			до 70	
Термофильные бактерии			до 95	
Споры бактерий			80—120	
<i>Грибы</i>				
Дрожжи	Примерно до -20			
Фитопатогенные грибы			45—65(70)	
Преимущественно сапрофитные грибы	От 0 до -10 и ниже		40—60(80)	75—100
Термофильные грибы	Около +5			
Споры грибов			50—60(100)	Выше 100
<i>Водоросли</i>				
Морские водоросли				
глубоководные (тропики)	От +16 до +5		32—35	
глубоководные (холодные моря)	Около -2		22—26	
водоросли приливной зоны	От -10 до -40 (-70)		36—42	
Пресноводные водоросли	От -5 до -10 (-20)		40—45(50)	
Наземные водоросли	От -10 до -30	-196		
Термальные водоросли			45—50	
эукариотические			70—75	
сине-зеленые				
<i>Лишайники</i>	От -80 до -196	-196	35—45	70—100
<i>Мхи</i>				
Лесные напочвенные мхи	От -15 до -25		40—50	80—95
Скальные мхи	-30	-196		100—110
<i>Папоротники</i>	-20	-196	47—50	60—100
<i>Семенные растения</i>				
<i>Ramonda myconi</i>	-9	-196	48	56
<i>Myrothamnus flabellifolia</i>		-196		80

¹⁾ При экспозиции не менее 2 ч.

²⁾ При получасовой экспозиции.

Таблица 50. Термоустойчивость листьев листостебельных растений различных климатических областей. TL_{50} при 2-часовом или более продолжительном воздействии холода или получасовом воздействии высокой температуры (по данным многих авторов и неопубликованным измерениям)

Растения	Холодовое повреждение в закаленном состоянии: TL_{50} , °C	Тепловое повреждение в период вегетации: TL_{50} , °C
<i>Тропики</i>		
Деревья	От +5 до -2	45—55
Растения нижних ярусов	От +5 до -2	45—48
Высокогорные растения	От -5 до -10	Около 45
<i>Субтропики</i>		
Жестколистные древесные растения	От -8 до -12	50—60
Субтропические пальмы	От -5 до -14	55—60
Суккуленты	От -5 до -10	58—65
<i>Умеренная зона</i>		
Вечнозеленые древесные растения прибрежных районов с мягкой зимой	От -6 до -15	50—55
Кустарнички приатлантических пустошей	Около -20	45—50
Летнезеленые деревья и кустарники с широким ареалом	(от -25 до -40) ¹⁾	Около 50
Травянистые растения солнечных местообитаний	} От -10 до -20	48—52
затененных местообитаний		40—45
Водные растения	Около -10	38—42
<i>Районы с холодной зимой</i>		
Вечнозеленые хвойные	-40 и ниже	44—50
Альпийские кустарнички	От -20 до -70	48—54
Травянистые растения высокогорий и Арктики	(от -30 до -196) ¹⁾	44—54

¹⁾ Зачатки листьев в вегетативных почках.

2. Неморозостойкие растения. Эти растения хотя и переносят низкие температуры, но вымерзают, как только в тканях начинает образовываться лед. Неморозостойкие растения защищены от повреждения только средствами, замедляющими замерзание. В более холодное время года у них повышается концентрация осмотически активных веществ в клеточном соке и в протоплазме, а также переохлаждаемость, что предотвращает или замедляет образование льда при температурах примерно до -7°C , а при постоянном переохлаждении и до более низких температур. В период вегетации все листостебельные растения неморозостойки. В течение

всего года чувствительны к образованию льда глубоководные водоросли холодных морей и некоторые пресноводные водоросли, тропические и субтропические древесные растения и различные виды из умеренно-теплых районов (см. также табл. 48).

3. «Льдоустойчивые» растения. В холодное время года эти растения переносят внеклеточное замерзание воды и связанное с ним обезвоживание. Устойчивыми к образованию льда становятся некоторые пресноводные водоросли и водоросли приливной зоны, наземные водоросли, мхи всех климатических зон (даже тропической) и многолетние наземные растения областей с холодной зимой. Некоторые водоросли, многие лишайники и различные древесные растения способны чрезвычайно сильно закаливаться; тогда они остаются без повреждений и после продолжительных суровых морозов, и их можно охлаждать даже до температуры жидкого азота.

Эволюция морозоустойчивости

Тонкая градация различий в устойчивости между растениями разных климатических зон указывает на то, что способность к приобретению большой морозостойкости постепенно вырабатывалась, по-видимому, в ряду поколений с различной экологической устойчивостью. Первый этап заключался, вероятно, в том, что растения адаптировали к низким температурам свой ферментный аппарат и структуру мембран, которые раньше были нехолодостойкими. Следующим этапом могло быть повышение переохлаждаемости и снижение точки замерзания тканей, благодаря чему растения могли без вреда переносить умеренные эпизодические морозы. Способность протоплазмы становиться устойчивой к образованию льда в процессе постепенного закаливания могла развиться только у тех растений, в жизненном цикле которых было генетически закрепленное чередование периодов активности и покоя. Морозостойкость цветковых растений могла быть результатом двух вначале отдельных эволюционных этапов; легко заметить, что тенденция к улучшению защиты от мороза усиливается с увеличением высоты над уровнем моря, а тенденция к большей «льдоустойчивости» — по мере приближения к полярным широтам. В тропических высокогорных районах, которые считают местом ранней эволюции покрытосеменных, под влиянием больших суточных колебаний температуры, характерных для тропических гор, может быть, вырабатывались и отбирались такие метаболические адаптации и защищающие от замерзания механизмы, которые в наши дни действуют у горных растений в течение всего года и представляют собой первую фазу закаливания. Механизмы защиты от мороза могут, по-видимому, реализоваться в принципе независимо от перехода в состояние покоя. В районах с субэкваториальным муссонным

климатом (чередованием периодов засухи и дождей) ритм вегетации, по всей вероятности, был навязан распространявшимся в глубь материка покрытосеменным внешними условиями, причем с наступлением периода покоя одновременно требовалось и повышение *засухоустойчивости*. Если понимать «льдоустойчивость» протоплазмы как способность переносить обезвоживание в результате образования льда, то можно предположить, что растения, выдерживающие в состоянии покоя сильное высыхание, становятся устойчивыми и к *отбуханию*, обусловленному морозом. Среди филогенетиков господствует мнение, что развитие сосудистых растений началось в условиях влажных тропиков, а позднее они, распространяясь вдоль горных цепей, проникли в субтропические районы с дождливыми и засушливыми периодами и, наконец, в умеренную зону. На этом пути через субтропики — районы с периодическим увлажнением и эпизодическими морозами — эволюция, возможно, довела морозостойкость до такого уровня, который позволил многолетним растениям завоевать районы с холодной зимой.

Жароустойчивость

Жароустойчивость зависит от продолжительности воздействия тепла, т. е. подчиняется закону дозы: более умеренная жара при большой продолжительности оказывает такое же повреждающее действие, как и кратковременная сильная жара. Поэтому условилось характеризовать устойчивость переносимостью определенных температур при их получасовом воздействии. Если бы вместо этого высокая температура поддерживалась в течение часа, то пределы устойчивости лежали бы примерно на 1—2 °С ниже. По отношению к жароустойчивости можно различать следующие группы растений.

1. **Нежаростойкие виды.** В эту группу можно объединить все виды, которые повреждаются уже при 30—40 °С, в крайнем случае при 45 °С: эукариотические водоросли и подводные листостебельные растения, лишайники в набухом состоянии (которые, однако, при сильной инсоляции скоро высыхают и в таком состоянии вполне жаростойки) и, наконец, большинство мягколистных наземных растений. Различные фитопатогенные бактерии и вирусы также разрушаются при относительно низких температурах (например, вирус увядания томатов при 40—45 °С). Все эти виды могут заселять лишь такие местообитания, в которых они не подвергаются слишком большому перегреву, а более сильную жару выносят разве только в том случае, если они способны эффективно понижать собственную температуру за счет транспирации (виды, «снижающие температуру», по О. Ланге).

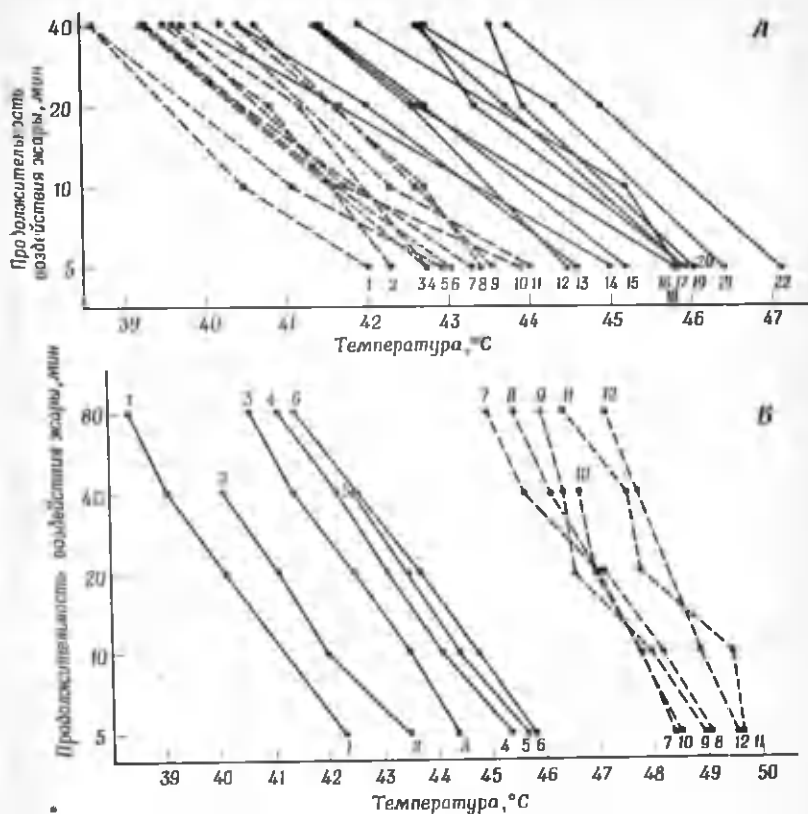


Рис. 184. Жаростойкость клеток эпидермиса листьев у различных видов *Allium* (А) и злаков (Б). (Александров, 1975.)

Виды *Allium*: 1 — *A. stripatum*; 2 — *A. alexejanum*; 3 — *A. karataviense*; 4 — *A. af-latanense*; 5 — *A. giganteum*; 6 — *A. paradoxum*; 7 — *A. gultschense*; 8 — *A. christophii*; 9 — *A. winklerianum*; 10 — *A. suvorovii*; 11 — *A. altissimum*; 12 — *A. oschaninii*; 13 — *A. hymenorrhizum*; 14 — *A. longicuspis*; 15 — *A. barszczewskii*; 16 — *A. pszemense*; 17 — *A. vavilovii*; 18 — *A. filidens*; 19 — *A. galanthum*; 20 — *A. senescens*; 21 — *A. schoenoprasum*; 22 — *A. brevidens*. Сплошные кривые — длительно вегетирующие луки, прерывистые — луки-эфемероиды.

Злаки: 1 — *Arctagrostis arundinacea*; 2 — *Poa alpina*; 3 — *Dactylis glomerata*; 4 — *Elymus arenarius*; 5 — *Phragmites communis*; 6 — *Hordeum leporinum*; 7 — *Panicum miliaceum*; 8 — *Zea mays*; 9 — *Eleusine indica*; 10 — *Imperata cylindrica*; 11 — *Aristida karelinii*; 12 — *Sorghum alatum*. Сплошные кривые — злаки триб умеренного пояса, прерывистые — злаки субтропических и тропических триб.

2. Жаровыносливые эукариоты. Растения солнечных и сухих местообитаний, как правило, обладают высокой способностью закаливаться по отношению к жаре; они переносят получасовое нагревание до 50–60 °C. Температура немного выше 60 °C являет-

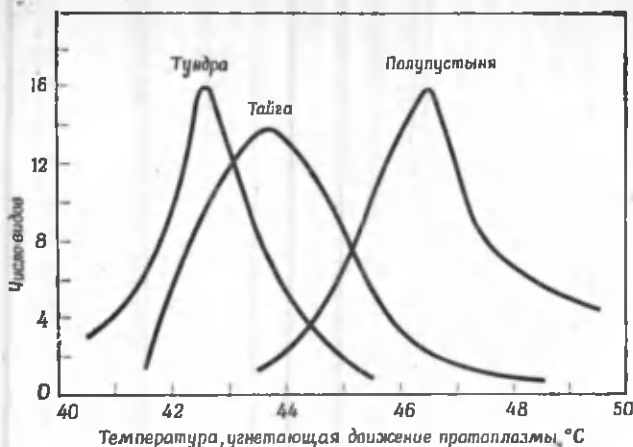


Рис. 185. Отношение между распространением растений и их жаростойкостью. Мерой устойчивости служит термостабильность движения протоплазмы при 5-минутном воздействии жары. Растения из более прохладных местообитаний в большинстве случаев более чувствительны к жаре, чем растения жарких сухих местообитаний. Однако отдельные виды могут заметно отклоняться по своей жаростойкости от статистически установленных величин. Так, у самых жароустойчивых растений тундры движение цитоплазмы прекращается только при таких температурах, которые вызывают тепловое оцепенение и у одной трети изученных видов из жарких полупустынь. (По Кислюку и др., 1975.)

ся, очевидно, непреходимой границей для высококодифференцированных растительных клеток (с ядром и другими органеллами).

3. Жароустойчивые прокариоты. Некоторые термофильные прокариоты переносят чрезвычайно высокие температуры: бактерии до 90 °C, сине-зеленые водоросли до 75 °C. Они обладают, так же как и термостабильные вирусы, особенно устойчивыми нуклеиновыми кислотами и белками.

Жаростойкость — очень *специфичное* свойство: даже близко родственные виды одного и того же рода могут заметно различаться по этому признаку (рис. 184). Особенно характерные различия в устойчивости, которые можно связать с условиями существования в естественных ареалах данных растений, возникли в ходе эволюции и отбора. Так, например, жаростойкость листьев многих видов в тундре составляет 42, в тайге 44 и в жарких полупустынях 47 °C (рис. 185).

Термоустойчивость и функции органов

Сильные холода и чрезвычайная жара ограничены во времени, и растения нередко избегают их воздействия, сбрасывая чувствительные части, или редуцируют свое вегетативное тело до подземных многолетних органов. Когда неблагоприятное время года ми-

нует, они вновь образуют надземные органы. Поэтому для выводов по экологии устойчивости недостаточно знать, какова устойчивость отдельных клеток или частей растения: должна быть известна устойчивость различных органов с учетом их функций.

Из рис. 186 и 187 видно, как сильно отличаются в этом отношении друг от друга разные органы и даже ткани одного и того же органа. Особенно чувствительны к холоду репродуктивные органы — зачатки цветков в зимующих почках и завязи в цветках. В связи с вопросами распространения растений необходимо учи-

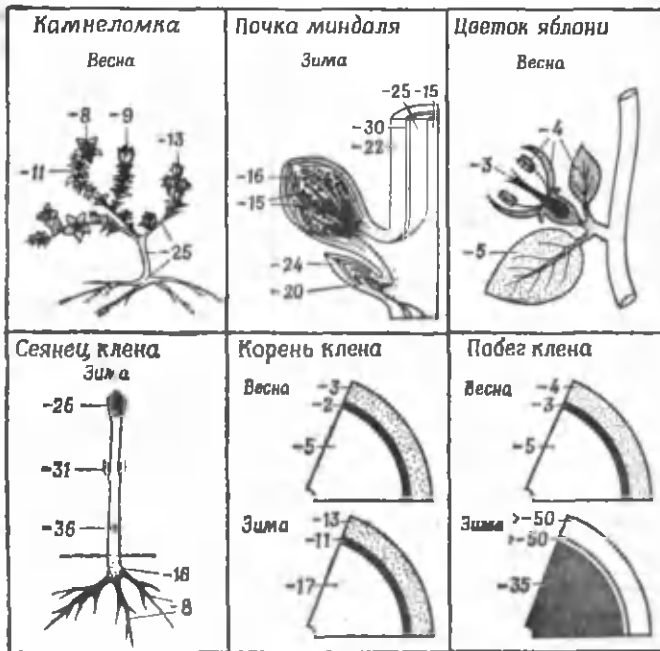


Рис. 186. Холодостойкость отдельных органов и тканей разных растений. Устойчивость указана в °С. Для сеянцев клена (*Acer pseudoplatanus*) в качестве границы устойчивости приведена температура, при которой еще не наступает никаких повреждений (LT_0), во всех остальных случаях — температура, вызывающая 50%-ное повреждение (LT_{50}). Наиболее чувствительные ткани (органы) зачернены, самые устойчивые оставлены белыми. После вымерзания репродуктивных частей вегетативные органы сохраняют, как правило, способность функционировать, а после обширного повреждения тела растения особо устойчивые ткани в большинстве случаев еще остаются живыми и из них может происходить регенерация. Для выживания в местах, где морозы возможны в течение всего года (например, для *Saxifraga oppositifolia* в высокогорных районах), выгодно, чтобы существовали ясно выраженные различия в устойчивости и в состоянии активного развития. (По данным G. Rehner, из Pisek, 1958; по Harrasser, 1969; Larcher, 1970; Kainmüller, 1974.)

тывать устойчивость зачатков цветков в почках, самих цветков, семян и незащищенных молодых растений, т. е. наиболее чувствительных стадий развития, которые, как правило, ограничивают сохранение и расселение вида (правило Тинеманна). Довольно чувствительны к холоду и жаре также *подземные органы*. У древесных растений устойчивость одревесневших участков корневой системы, прежде всего корневой шейки, имеет решающее значение для выживания всего растения; если эти части отмирают, то в конце концов гибнут и побеги. *Побег* наименее чувствителен к холоду

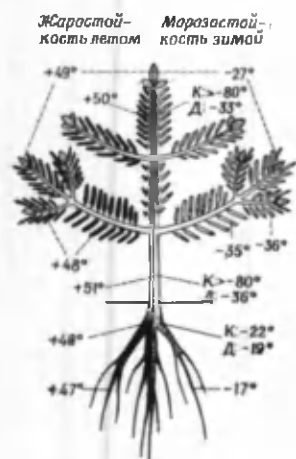


Рис. 187. Жаростойкость (летом) и морозостойкость (зимой) различных органов сеянца лихты, в °С. Все данные относятся к 50%-ному повреждению. В соответствующие периоды корень — наиболее чувствительный орган, а стембель (К — камбий, Д — древесина) — самый устойчивый. Хвоя летом повреждается жарой раньше, чем почки, а зимой почки заметно чувствительнее к морозу, чем хвоя. (Bauer, 1970; Bendetta, 1972.)

и жаре. Среди всех тканей побега наибольшей устойчивости достигает в закаленном состоянии камбий. Для оценки отдаленных последствий важное значение имеет *устойчивость почек*. Потеря листвы не так уж опасна для растения, если при этом почки остаются здоровыми, но она непоправима, если вместе с листьями погибла значительная часть почек. Правда, некоторые растения могут еще давать побеги из наиболее устойчивых базальных резервных (спящих) почек. Деревья, которые были вынуждены к этому, зачастую кустятся.

Различная устойчивость растений в популяции

Отдельные *возрастные стадии* в популяции имеют разную устойчивость и неодинаково подвергаются опасности. На рис. 188 это показано на примере древостоя каменного дуба. Уже мороз -4°C может уничтожить однолетний подрост; морозы от -8 до -10°C , регулярно наступающие каждую зиму, исключают естест-

венное возобновление, хотя при этих температурах взрослые кустарники и деревья не терпят ни малейшего ущерба. Для древостоя каменного дуба катастрофичны только морозы от -20 до -25°C , если они длятся достаточно долго, чтобы холод проник в толстые стволы. Наружные части древесных крон, граничащие с открытым воздушным пространством, сильнее всего охлаждаются в результате излучения тепла и развивают более высокую холодостойкость, чем находящийся в тени древостоя молодой подрост. Таким образом, отдельные компоненты леса приспособлены к температурным условиям своего местообитания. Это относится и к растениям кустарникового и травяного яруса, у которых побеги и почки возобновления становятся тем более холодостойкими, чем дальше они находятся от почвы и слоя подстилки (табл. 51).

Не только разные возрастные стадии, но и отдельные особи в популяции различаются по своей резистентности и способности к закалке. Эти различия могут послужить основой для выработки особо устойчивых экотипов и рас, способных выжить даже в том случае, если когда-нибудь климат ухудшится и сохранение вида в данном районе окажется под угрозой.

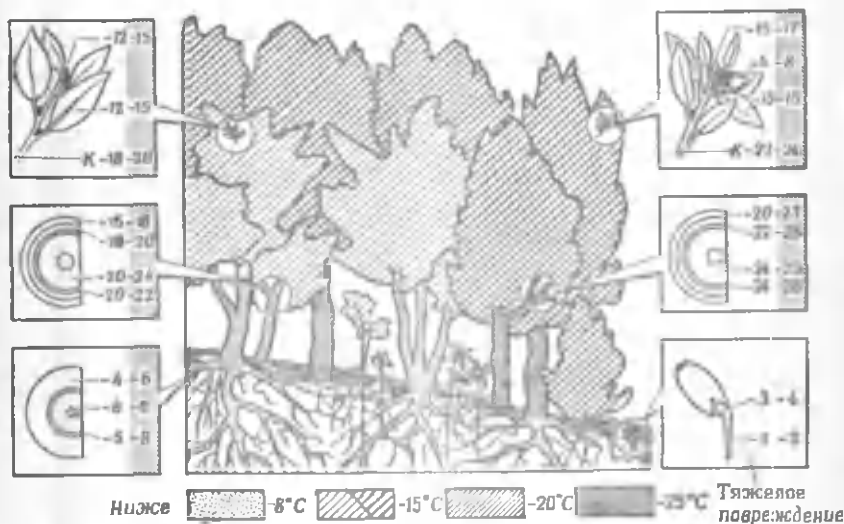


Рис. 188. Стратификация холодостойкости зимой в низкоствольном лесу *Quercus ilex* и опасность вымерзания отдельных возрастных стадий древостоя. На рисунках слева и справа на белом поле указана температура, при которой еще не наступает повреждений, на сером поле — температура, вызывающая 50%-ное повреждение. Сеянцы в возрасте 1—3 лет погибают при морозах от -10 до -15°C . (Larcher, Mair, 1969.)

Таблица 51. Максимальная холодостойкость листьев, почек и подземных органов различных растений (по Till, 1956)

Части растения	Холодостойкость зимой, °С
Подземные органы	
Корни, корневища, почки возобновления	От -6 до -13,5
Надземные органы	
Травянистые растения	
зимнезеленые листья	
3—5 см над листовой подстилкой	От -11,5 до -14,5
5—10 см над листовой подстилкой	От -11,5 до -18,0
10—20 см над листовой подстилкой	От -13,0 до -20,0
почки	
под листовой подстилкой	От -7,0 до -11,5
над самой листовой подстилкой	От -12,5 до -18,0
3—20 см выше слоя подстилки	От -15,5 до -19,5
Кустарники и кустарнички	
<i>Sarothamnus scoparius</i> , ассимилирующие стебли	-18,5
<i>Erica tetralix</i> , листья	-20,0
<i>Erica tetralix</i> , почки	-19,5
Деревья	
<i>Fagus sylvatica</i> , вегетативные почки	-29,0
<i>Betula pendula</i> , цветочные почки	-38,0
<i>Betula pendula</i> , вегетативные почки	-40,0

Шансы на выживание и границы существования

Растения встречаются на Земле повсюду; это означает, что они должны выдерживать подчас и экстремальные температурные условия. Шансы на выживание какого-либо вида растений определяются его способностью благополучно переносить разнообразные воздействия в метеорологически неблагоприятные периоды и времена года и сохраняться в угрожаемых местообитаниях. В жаркий период растения не только испытывают воздействие высоких температур, но и подвергаются одновременно опасности высыхания; зимой, кроме прямого действия холода, имеются другие источники опасности, такие, как зимняя засуха, давление снега и лавины. Вероятность выживания вида в данном местообитании тем выше, чем больше устойчивость наиболее чувствительных жизненно важных частей растения ко всем этим стрессовым факторам, чем лучше и полнее устраняются возникшие повреждения (репарационная способность) и чем меньше угрожают растению регулярно повторяющиеся «эксцессы» погоды.

Репарационную способность определить нелегко. Однако ее можно приближенно оценить, если знать степень устойчивости почек возобновления и многолетних органов, на которых они находятся, и если при случае использовать в качестве природного экс-

перимента продолжительные и суровые зимы, поздние и ранние заморозки или жаркие периоды, чтобы подкрепить сделанные выводы наблюдениями в естественных условиях.

Чтобы судить об *угрозе стресса*, нужно познакомиться с данными о наличии, частоте и вероятности наступления опасных температур (предельные и средние экстремальные температуры). Если нет данных о температуре растений, то берут грубые результаты, полученные при наблюдениях в стандартных метеобудках, которые можно в случае необходимости использовать и для экологических выводов, однако при этом следует помнить о возможных ошибках.

ГЛАВА 8

КЛИМАТИЧЕСКАЯ РИТМИКА И РИТМИКА ВЕГЕТАЦИИ

Различные участки земной поверхности получают разное количество энергии в соответствии с их положением относительно Солнца. Поступление энергии, зависящее от направления солнечных лучей, периодически изменяется в связи с вращением Земли вокруг оси и обращением ее вокруг Солнца. Этот фактор внешней среды определяет суточную и сезонную периодичность во всех сферах земного шара, в том числе в биосфере.

КЛИМАТИЧЕСКАЯ РИТМИКА

Смена дня и ночи

Вращение Земли обуславливает смену дня и ночи, т. е. светлых и темных часов (*фотопериодизм*). Светлая фаза является периодом обогривания, ночь — периодом охлаждения, поэтому фотопериодизм сопровождается *термопериодизмом*, который, как правило, несколько отстает от фотопериодизма: температура воздуха достигает максимума не во время наивысшего стояния Солнца, а немного позже; температурный минимум наступает только к концу ночи.

В низких географических широтах фотопериод мало изменяется в течение года. Поэтому в тропиках нет ясно выраженных времен

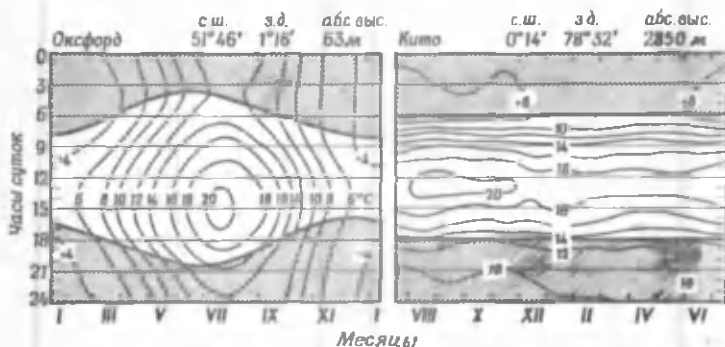


Рис. 189. Суточные и годовые колебания температуры воздуха и длины дня и ночи (область ночного времени заштрихована) в Оксфорде и в Кито. Район Оксфорда — пример местности средних широт с морским климатом (незначительные суточные колебания температуры); район Кито — пример местности с экваториальным высокогорным климатом (сильные суточные колебания температуры, почти полное отсутствие годовых колебаний). (Troll, 1955.)

года, главный климатический ритм связан здесь со сменой дня и ночи («суточный климат», рис. 189). При сильном излучении тепла на возвышенных плато и в горах этот ритм может сопровождаться весьма значительными колебаниями температуры. В тропических горах растения на больших высотах подвергаются в течение всего года действию ночных морозов, которые могут достигать -10°C , а днем температура около почвы поднимается до 30°C и выше («климат с перемежающимися морозами»).

Смена времен года

По мере удаления от тропиков отношение между продолжительностью дня и ночи все больше изменяется в течение года, а за Полярным кругом ко времени солнцестояния смена дня и ночи полностью прекращается. В средних широтах летом день длится до 16 часов, а зимой он вдвое короче. За сезонным изменением фотопериода следует годовой ход температур. Баланс радиации к зиме становится отрицательным, прежде всего из-за удлинения фазы ночного излучения (а также вследствие уменьшения солнечной радиации), поэтому бедное светом время года становится холодным («сезонный климат», рис. 189). Жизнедеятельность растений могут подавлять не только сезонные холода с одновременным недостатком света, но и периодические засухи. Причина этих засух — сезонные сдвиги в циркуляции больших воздушных масс, вызываемые различиями в энергообмене низких широт, богатых радиацией, и бедных ею высоких широт.

РИТМИКА ВЕГЕТАЦИИ

Вегетационный период и климатические ритмы

Вследствие периодичности освещения, длины дня, температуры и осадков (их вида и обилия) происходит регулярное чередование благоприятных и неблагоприятных для вегетации периодов. Растения приспосабливаются к климатическим ритмам путем ритмического изменения состояния протоплазмы (проницаемости, вязкости), метаболической активности, процессов развития и устойчивости к внешним факторам. Прохождение жизненного цикла согласуется главным образом с *продолжительностью* вегетационного периода и с существующими в этот период *условиями* (например, световым и температурным режимом). Начиная с 40-го градуса широты дни в течение всего вегетационного периода становятся длиннее, чем ночи, а с 50-го градуса — намного длиннее (рис. 190). Для процветания и распространения вида в определенном районе необходимо, чтобы его жизненный цикл мог быть согласован с ходом периодических явлений в окружающей среде (Э. Дилс). Вид

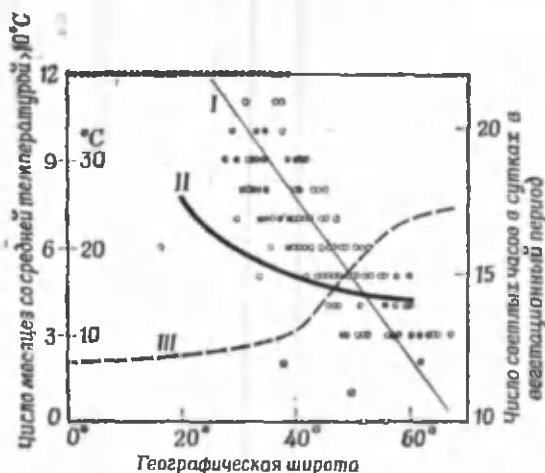


Рис. 190. Продолжительность вегетационного периода (число месяцев со средней температурой воздуха выше 10°C) в местностях различной географической широты (кружочки и кривая I) и зависимость средней температуры (кривая II) и длины дня (кривая III) в период вегетации от широты местности. В низких широтах в течение всего или почти всего года преобладают благоприятные для растений температуры и условия короткого дня. В высоких широтах вегетационный период ограничен коротким летом, когда там существуют условия длинного дня, а температура воздуха в среднем ненамного ниже, чем во время вегетационного периода в средних широтах. (Totsuka, 1963.)

растения, раса (сорт) или даже экотип хорошо акклиматизируется в том случае, если вегетационный период используется полностью, от начала до конца, без риска повреждения растений при наступлении последующего неблагоприятного сезона. Это обеспечивается обычно тем, что приобретение устойчивости связано с процессами развития (рис. 181). Плохо приспособленные растения либо слишком поздно трогаются в рост, а затем слишком медленно развиваются и повреждаются первыми зимними морозами, либо, наоборот, в случае преждевременного начала роста им угрожают поздние весенние заморозки, а при слишком быстром окончании процессов развития они не полностью используют благоприятное время (рис. 191). Поэтому невозможность синхронизировать ритм вегетации с климатическим ритмом представляет собой барьер для распространения вида, который, правда, может преодолеваться в процессе эволюции путем образования разновидностей.

Сезонный ход роста и развития

Рост и развитие — это процессы, которые протекают по генетически заданной программе, координируются гормонами и модифицируются под влиянием внешней среды. Взаимодействие всех этих

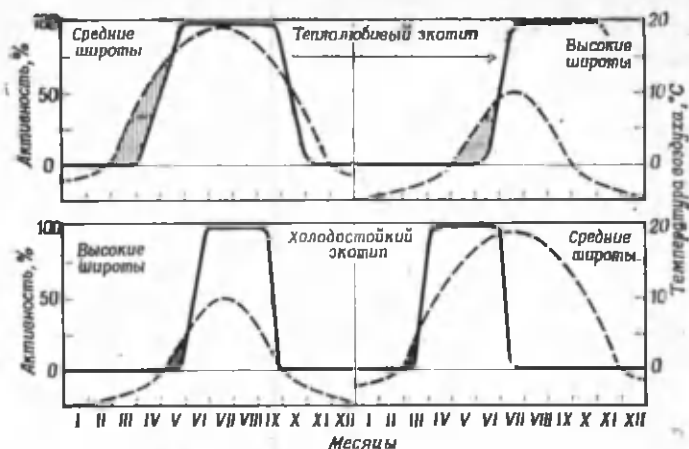


Рис. 191. Схема временной координации между климатической ритмикой и ритмикой вегетации деревьев. Слева представлено хорошее соответствие между годовым ходом температур (прерывистая кривая) и физиологической активностью (сплошная кривая), а справа — результаты отсутствия приспособленности. Приспособленные к теплым условиям экотипы переходят в состояние активности только после значительного повышения температуры (вертикальная штриховка), а экотипы высоких широт, адаптированные к холоду, заканчивают свой зимний покой уже при небольшом потеплении (перекрестная штриховка). Если перенести теплолюбивый экотип в высокие широты, то он сохранит свою тенденцию к запоздалому началу развития, и его годичный прирост вызреет не полностью. Поэтому такой экотип еще до перехода в состояние зимнего покоя может быть поврежден врасплох и поврежден морозами. Холодостойкий экотип, перенесенный в более теплый район, распустится слишком рано и потому будет подвергаться опасности повреждения весенними заморозками; кроме того, он закончит свой рост, приспособленный к короткому вегетационному периоду, преждевременно и не использует большую часть благоприятного сезона. (По результатам экспериментов Лангледа, из Büpping, 1953.)

внутренних и внешних факторов приводит к расчленению жизненного цикла растения на фазы развития, которые плавно переходят друг в друга или же сменяются скачкообразно.

Последовательность фаз жизненного цикла

Жизнь каждого организма начинается с определенного этапа репродуктивных процессов, за которым следуют процессы вегетативного развития (рост, органогенез), а затем опять репродуктивные процессы, приводящие к следующему поколению. На этом жизненный цикл замыкается.

Жизненный цикл непрерывно растущих растений

В районах с ярко выраженным сезонным климатом (лето — зима, период дождей — засушливый период) непрерывно растущие растения должны иметь короткую продолжительность жиз-

ни — это яровые однолетники в умеренной зоне, озимые однолетники в районах с дождливой зимой и короткоживущие эфемеры дождливого периода в пустынях. У всех этих однолетних растений отдельные этапы жизненного цикла в непрерывной последовательности плавно переходят друг в друга. Сразу после прорастания семян вегетативные органы окончательно формируются и затем продолжают расти. Когда интенсивность роста побегов снижается, растения зацветают. Во время созревания плодов уже становятся заметными процессы старения вегетативных органов — распад белков и пожелтение листьев. В конце концов все растение отмирает, и только семена остаются живыми, пребывая в состоянии покоя до тех пор, пока их не пробудят условия, благоприятные для прорастания.

В районах, где условия на протяжении всего года благоприятны для роста, как, например, во влажных тропиках, имеются также многолетние растения с непрерывным ростом, которые могут достигать высоты деревьев, прежде чем их точка роста перейдет к образованию цветков. У моноподиально растущих полукустарников и деревьев после созревания плодов отмирает весь побег (например, у монокарпических пальм). Непрерывный рост наблюдается в тропиках у древовидных папоротников, хвойных и пальм, а также у высокотравья (например, у бананов).

Растения с периодическим (прерывистым) ростом

Даже в тропиках большинство древесных растений не растет на протяжении всего года. Хотя тропические леса могут оставаться зелеными круглый год, отдельные деревья чаще всего образуют новую листву только в течение нескольких недель и рост побегов также происходит периодически. В районах с сезонным климатом периоды интенсивного развития и покоя координируются во времени условиями среды, так что они протекают у разных видов растений одного района почти одновременно. Каждый период *вегетативного* развития начинается с распускания почек и разворачивания листвы и заканчивается вызреванием нового прироста, закладкой новых почек и листопадом (у вечнозеленых растений — сбрасыванием листвы прошлых лет). Если растение достигло зрелого возраста, то тогда к циклу роста вегетативных органов присоединяется репродуктивный цикл (закладка цветков, сбрасывание плодов). В зависимости от вида растения фазы вегетативного роста и репродуктивного развития могут чередоваться или протекать одновременно.

Одновременность этих процессов можно наблюдать чаще всего в тропиках, где многие растения цветут весь год и непрерывно плодоносят. Примерами могут служить кокосовая пальма, виды *Citrus*, *Ficus* и *Hibiscus*, *Carica papaya* и манговое дерево. После-

довательное наступление вегетативной и репродуктивной фаз характерно для многолетних растений средних и высоких широт и засушливых областей, но встречается и в тропиках. Очень резко выражено чередование вегетативной и репродуктивной фаз у двулетних трав и особенно у геофитов. У многих древесных растений формирование цветков, которые закладывались в течение вегетационного периода, тянется так долго, что они распускаются только после листопада. Есть древесные растения (особенно в тропических и субтропических засушливых районах), у которых цветки появляются только в конце вегетационного периода на голых ветвях. Если вполне дифференцированные зачатки цветков в последующий период покоя будут задержаны в своем дальнейшем развитии, получится тип ранцветущих растений, которые цветут до распускания листьев. К этому типу относятся многие наши плодовые деревья и, кроме того, некоторые кустарнички и многолетние травянистые растения Арктики и высокогорья, у которых вскоре после таяния снега распускаются цветки, сформированные в предыдущем году.

Фенология

В районах со сменой времен года ход жизнедеятельности растений синхронизирован с ходом метеорологических условий. В пределах данного климата и генетически обусловленной нормы реакции ритмика вегетации может также зависеть от вмешательства животных и человека (например, повторное распускание почек у лиственных деревьев после объедания листвы майским жуком, ритм, связанный с сенокосом; рис. 192 и 193). В связи с этим наступление и продолжительность определенных фаз развития в разные годы неодинаковы. Фенологи наблюдают в течение года за циклом роста побегов, цветения, плодоношения и отмирания (равно как и за другими сезонными явлениями в природе) и устанавливают время этих событий («фенологические сроки»). Основу научной фенологии заложил еще в середине XVIII века К. Линней; однако уже гораздо раньше фенологические наблюдения записывались и использовались людьми, связанными с природой. В Японии в течение ряда столетий фиксировалось начало цветения вишни, и многие крестьянские приметы свидетельствуют об острой наблюдательности и глубоком понимании связи между ходом метеорологических событий и вегетацией растений.

Фенологические сроки. Фенология и до сегодняшнего дня основывается на наблюдении внешних, видимых изменений в состоянии растений (*фенофаз*). Фенологические записи дают весьма ценные для экологии сведения о средней продолжительности вегетации и периода облиствения отдельных видов в данном районе (рис. 194) и о местных и обусловленных погодой различиях в сроках прохож-

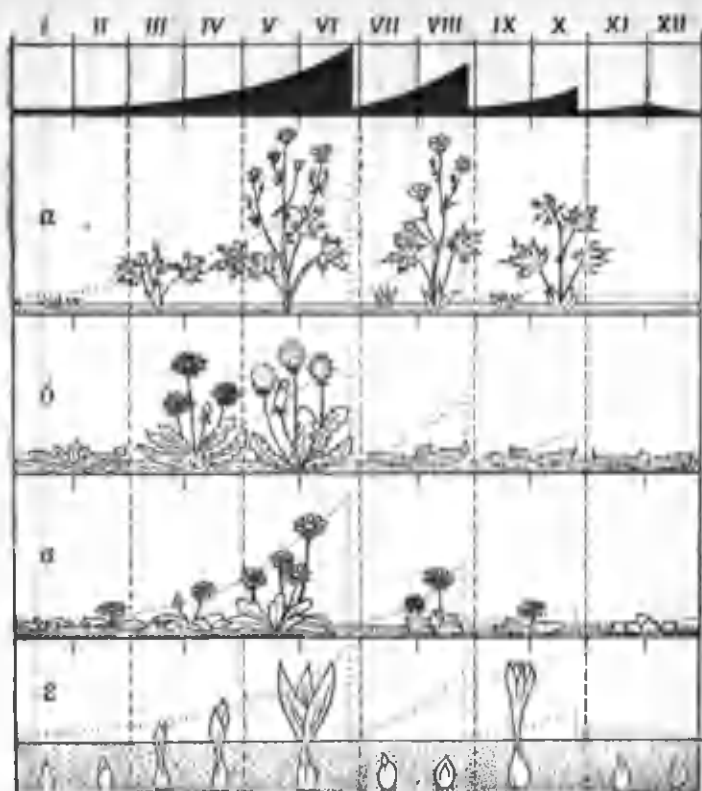


Рис. 192. Приспособление луговых растений к ритмике сенокосения. а — *Rapunculus acer*; б — *Taraxacum officinale*; в — *Bellis perennis*; г — *Colchicum autumnale*. (Stengel, Tischler, 1965.)



Рис. 193. Фенологический спектр для ковыльной степи. а — *Iris pumila* L.; б — *Festuca sulcata* Hack; в — *Carduus uncinatus* M. B.; г — *Galatella villosula* Новорокр.; д — *Artemisia austriaca* Jacq.; 1 — вегетативное состояние; 2 — бутонизация; 3 — цветение; 4 — созревание; 5 — обсеменение; 6 — отмирание. Ширина полосы соответствует обилию вида (%). (По Шалыту, из Weidemann, 1974.)

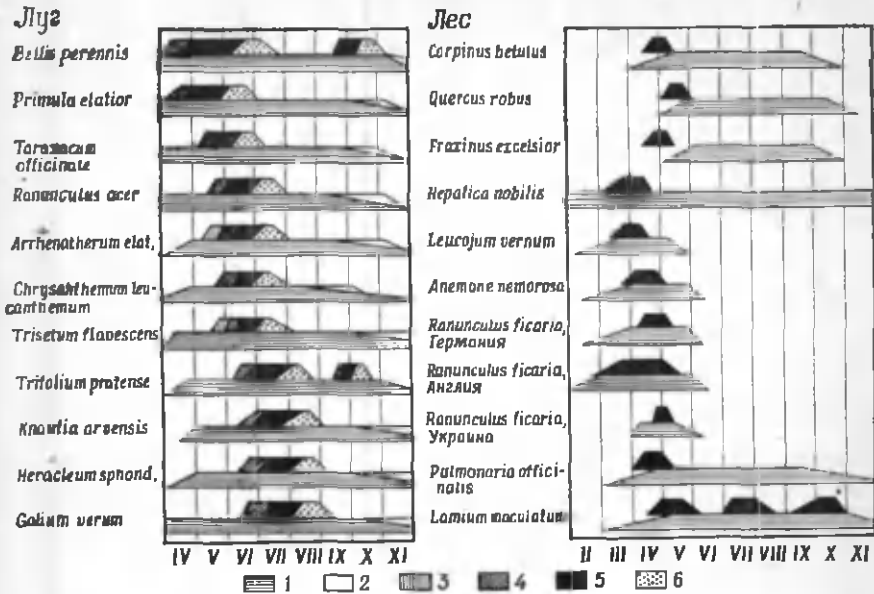


Рис. 194. Фенологический спектр для высокорайграсового луга (*Arrhenatherum elatioris*) в Польше и для видов древесного и травяного ярусов смешанного дубового леса в северо-западной Германии. В случае *Ranunculus ficaria* для сравнения представлена также фенология растений из Англии и Украины. Форма изображения по Шенникову; в нижней части показано вегетативное развитие, в верхней — репродуктивное. 1 — период облиствения; 2 — пожелтение; 3 — колошение злаков; 4 — закладка цветочных почек; 5 — цветение; 6 — созревание плодов и осыпание семян. У *Hepatica* с помощью неодинаковой штриховки показан переход от прошлогодней листвы к вновь образованной. (Salisbury, 1916; Ellenberg, 1939; Jankowska, Lieth, 1970; Горышина, 1972.)

дения фенологических времен года (рис. 195 и 196). Находясь на стыке биологии и климатологии, фенология не ограничивается чисто описательной фиксацией сроков — она пытается также объяснить их зависимость от климатических факторов. Однако это не так просто, поскольку в то время, когда проявляется какая-то определенная фенофаза, вызвавший ее внешний фактор, например переход температурного порога, уже давно миновал. Несмотря на это, даже простые наблюдения позволяют установить некоторые связи.

Протекание фенофаз в умеренной климатической зоне

1. Момент наступления фенофаз в первом полугодии зависит главным образом от перехода специфических температурных порогов. Это можно показать, сравнивая распределение температур

А. Северные предгорья Альп



Б. Южные предгорья Альп



Рис. 195. Фенологический календарь для северных и южных предгорий Альп. Обозначения: светлый кружок — начало цветения; светлый лист — распускание листьев; черный кружок — созревание плодов; черный лист черешком вниз — пожелтение листьев, черешком вверх — листопад. Круги от периферии к центру: календарные месяцы; средние границы фенологических сезонов; морозный период (заштрихованный участок); средние температуры; во внутреннем круге — длительность светлого периода суток (в часах). При тщательном сравнении схем А и Б обнаруживаются характерные различия в моментах наступления определенных фенологических фаз и сдвиги в их последовательности. Так, например, клен остролистный цветет севернее Альп раньше яблонь, южнее Альп — одновременно с ними. Это явление называют фенологической интерцепцией. Кроме того, из рисунка видно, подвергаются ли цветки и молодая распустившаяся листва отдельных видов (например, яблони) в определенном районе опасности повреждения поздними заморозками. (По Larcher, 1964, с использованием фенологических данных Schnelle, 1955, и Marcello, 1959.)

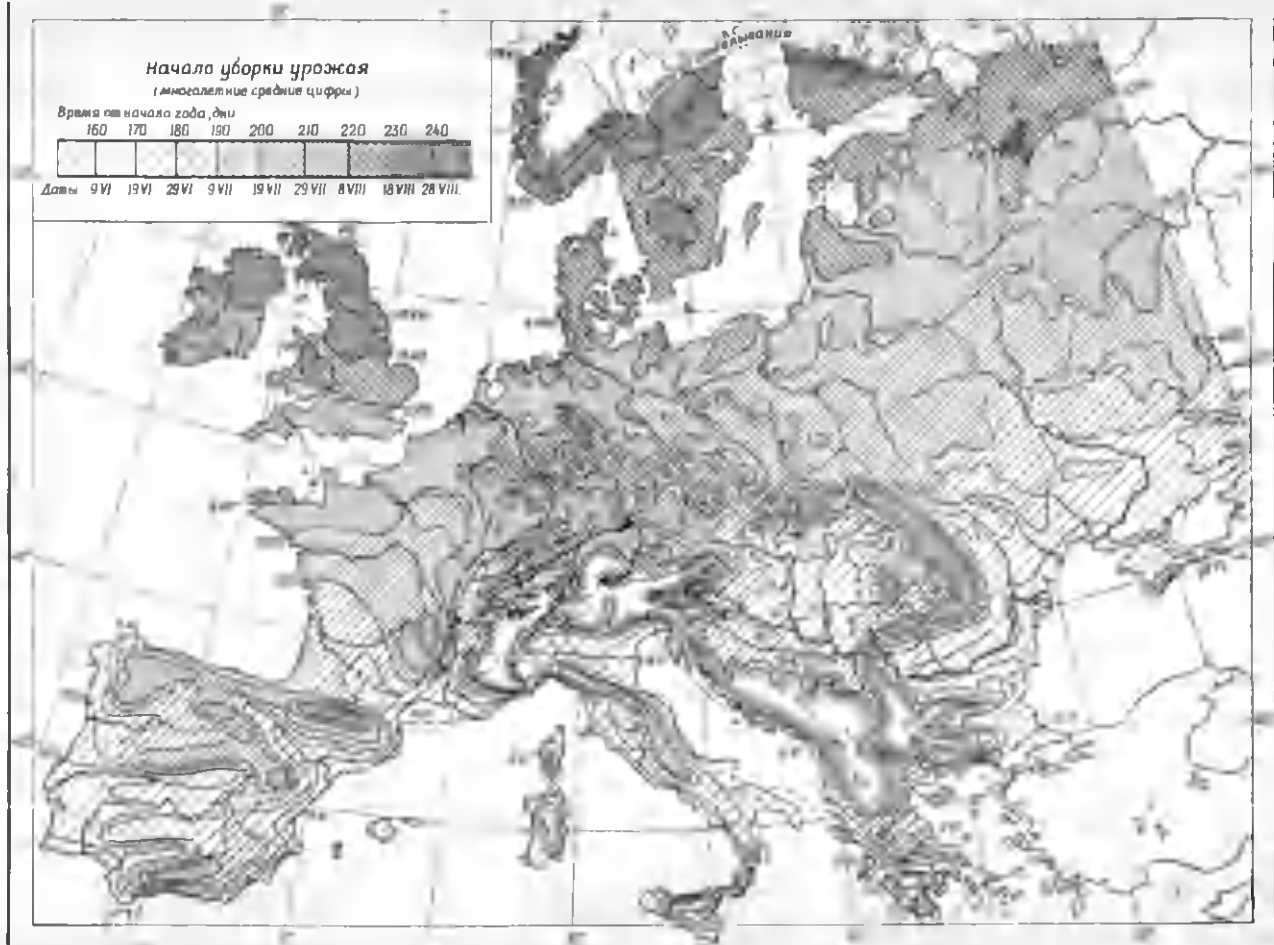


Рис. 196. Фенологическая карта уборки урожая озимой пшеницы в Европе. (Schelle, 1955.)

в данной местности с фенологическими сроками (рис. 196 и 197). Раскрывание почек, распускание листьев, начало цветения деревьев и кустарников и появление всходов возможны только тогда, когда температура воздуха и почвы регулярно поднимается выше соответствующих пороговых уровней. В общем температурный порог для раскрывания почек и зацветания лежит между 6 и 10°C , у раноцветущих и горных растений ниже (у некоторых около 0°C), у поздноцветущих выше (например, у многих кольцепоровых

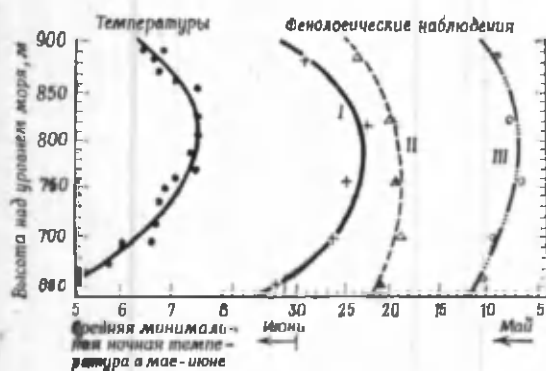


Рис. 197. Связь между ночной температурой (слева) и фенологическим развитием лесных растений (справа) на склоне Большого Арбера в Баварском лесу. I — побеги черники достигают длины 4 см; II — побеги бука достигают длины 4 см; III — разворачивание листьев бука. (По Frenzel, Fischer, из Geiger, 1961.)

деревьев между 10 и 15°C , у хлебных злаков около 15°C). У тополя, березы и некоторых видов хвойных листья разворачиваются уже при температуре немного выше 0°C . Из раноцветущих геофитов первой появляется пролеска сибирская (*Scilla sibirica*), которая обильно цветет уже при температуре воздуха $0,5$ — 2°C .

Однако распускание и цветение могут вызываться теплом только в том случае, если уже наступила готовность к развитию, т. е. если растение пробудилось от своего зимнего покоя (см. стр. 345).

2. Фенологические сроки, приходящиеся на второе полугодие, такие, как созревание плодов, пожелтение листьев, листопад и сроки уборки урожая полевых культур, подвержены влиянию прежде всего тех факторов среды, которые замедляют или ускоряют процессы созревания и старения. Наибольшую роль играет опять-таки тепловой режим, но теперь прежде всего в смысле повышения продуктивности растений. Поэтому обращают внимание не столько на пороговые температуры, сколько на сумму тепла, т. е. на число часов с благоприятной температурой. Кроме того, решающее значение имеют поступление питательных веществ и воды и прежде всего влияние фотопериода на сроки цветения, листопада и наступления зимнего покоя (табл. 52). У различных видов пожелтение листьев и листопад подготавливаются коротким днем. Как только температуры опускаются ниже пороговых зна-

Таблица 52. Влияние факторов внешней среды на листопад у деревьев (по Addicott, 1968)

Фактор	Действие	
	ускоряющее	замедляющее
Освещение		
Недостаток, избыток		+
Фотопериод длиннее		+
Фотопериод короче	+	
Температура		
Тепло	+	
Легкий мороз	+	
Жара, сильный мороз		+
Вода		
Засуха	+	
Избыток	+	
Минеральные вещества		
Азотные удобрения		+
Недостаток минеральных веществ	+	
Избыток Zn, Fe, Cl	+	
Засоление почвы	+	+
Газы		
Недостаток кислорода		+
Этилен	+	
Вредные газы	+	

чений (между 10 и 5 °С), наступают эти заключительные фазы фенологического календаря. В горах листопад начинается на вершинах и быстро продвигается в сторону долины.

Фенологические процессы в тропиках

В тех тропических и субтропических районах, где бывают дождливые и засушливые периоды, фенологические фазы связаны с этим чередованием времен года. Дождливый сезон является главным периодом вегетации, а в засушливое время злаки и другие травянистые растения засыхают, листопадные деревья сбрасывают свою листву, а вечнозеленые древесные породы теряют в первую половину засушливого периода большую часть своих старых листьев. Вечнозеленые деревья цветут чаще всего в начале влажного сезона, с наступлением дождей у них распускаются цветки, образовавшиеся раньше. Напротив, листопадные деревья тропиков и субтропиков цветут нередко в середине засушливого периода.

Во влажных тропиках также наблюдаются фенологические аспекты, только они не так заметны, как в районах с резкой сезон-

ной климатической ритмикой. Даже в экваториальной зоне различные климатические факторы изменяются на протяжении года. В некоторых тропических странах это происходит во времени нерегулярно и в небольшом масштабе, в других эти изменения очень значительны и предсказуемы. Даже в обычно богатой осадками экваториальной зоне могут с большой регулярностью наступать засушливые периоды. Не следует также на основании довольно постоянных в течение всего года цифр среднемесячных температур делать вывод, что температура воздуха всегда остается одинаковой. За мало изменяющимися месячными средними скрываются значительные колебания температуры в течение коротких периодов и в разное время суток. Даже очень небольшое изменение длины дня на протяжении года влияет на процессы развития, так как тропические растения способны реагировать на чрезвычайно слабое фотопериодическое раздражение.

Фенологические процессы в вечнозеленых лесах влажных тропиков можно уловить только статистически, т. е. в том случае, если они затрагивают очень большое число видов и индивидов. *Распускание почек*, формирование новых листьев и рост побегов в длину нередко достигают высшей точки ко времени равноденствия; таким образом, у многих тропических деревьев новые листья образуются два раза в год (рис. 198). *Листопад* в тропических лесах можно наблюдать в течение всего года. Однако слой подстил-

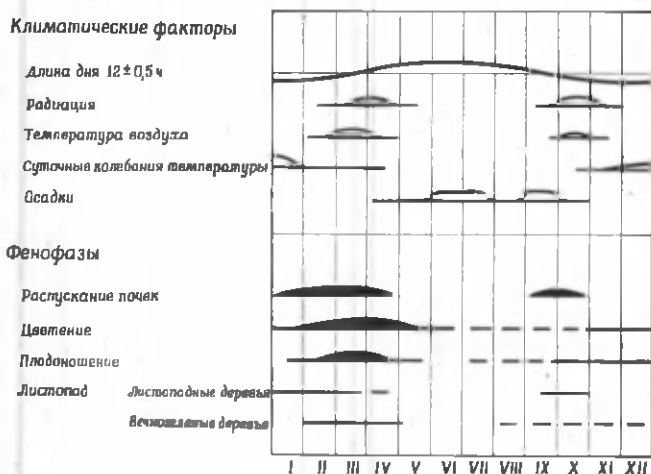


Рис. 198. Сезонный ход процессов развития деревьев в вечнозеленых тропических лесах Ганы (6° с.ш.) и изменчивость климатических факторов. В периоды равноденствий заметно чаще наблюдаются распускание почек, смена листьев, цветение и плодоношение. (Longman, Jenik, 1974)

ки, которая на две трети состоит из листьев, в определенное время становится более мощным. Непрерывно растущие растения сбрасывают листья в зависимости от возраста листьев и без сезонной периодичности, а у вечнозеленых растений с прерывистым ростом листопад следует за ритмом листообразования. Из факторов внешней среды синхронизирующую роль при сбрасывании листьев играют распределение осадков и длина дня; при этом возрастающая сухость почвы и укорочение дня служат сигналом для листопада.

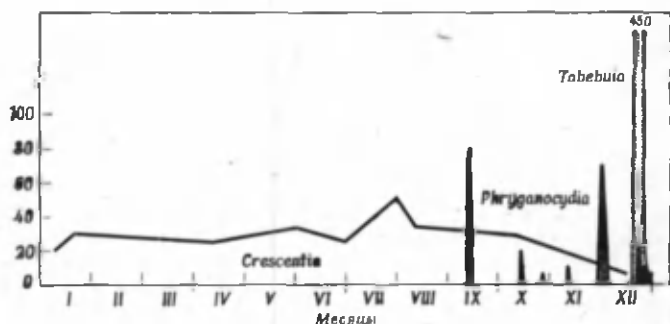


Рис. 199. Фенология цветения различных видов Vignoniaceae в Панаме и Коста-Рике. *Crescentia cujete* — постоянно цветущее дерево, которое опыляется летучими мышами; *Phryganocydia corymbosa* — лиана со многими короткими периодами цветения; *Tabebuia ochracea* — дерево с кратковременным, но чрезвычайно обильным цветением в засушливый период. Кроме того, есть виды, которые, подобно растениям умеренной зоны, обильно цветут в течение нескольких недель. (Gentry, 1974.)

Цветение в тропиках происходит у некоторых кустарников и у непрерывно растущих вечнозеленых деревьев в течение всего года. Однако у большей части видов имеется определенный период цветения, который иногда бывает очень коротким (рис. 199). По периодичности цветения можно разделить тропические деревья на постоянно цветущие (например, виды *Hibiscus*), цветущие время от времени (например, *Cassia fistula*), цветущие отдельными очагами (некоторые эпифитные орхидеи) и сезонно цветущие виды. Сезонное цветение встречается в районах с периодическими засухами и отчетливым сезонным изменением длины дня. Влияние внешней среды на процесс цветения тропических растений еще мало изучено. У кофейного дерева и чайного куста образование цветков индуцируется коротким днем; дальнейшее развитие цветочных почек и их распускание могут быть ускорены кратковременной сухостью или резким падением температуры на несколько градусов. Плоды, так же как и цветки, можно найти в тропических лесах в растущем и созревающем состоянии в течение всего

года, однако плодоносящие деревья, как правило, чаще встречаются в засушливые периоды, чем во время обильного выпадения осадков.

Фенометрия

Для точного анализа влияния внешних факторов на ход развития растений недостаточно простых фенологических наблюдений. Для этого требуются фенометрические измерения роста, прежде всего при таких «скользящих» процессах, как разворачивание листьев, рост в длину побегов и корней (рис. 200 и 203) и камбиальный рост в толщину (рис. 201). Один из видов фенометрического исследования — определение текущего прироста массы и развития листовой поверхности у отдельных растений и в фитоценозах. В качестве примера приведем фенологический ход деятельности камбия.

Фенометрия годовичных колец. Деление клеток камбиального слоя обнаруживает тесную связь с ростом побегов в длину. У однолетних растений оно начинается тогда, когда растяжение в ос-

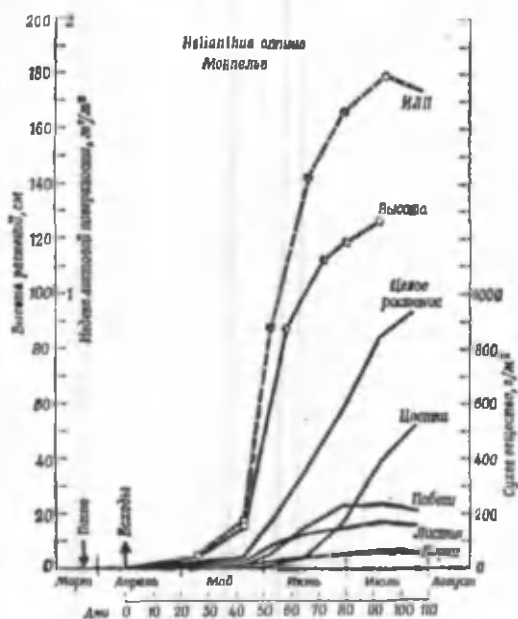


Рис. 200. Фенометрический анализ прироста подсолнечника в южной Франции. Разворачивание и растяжение листьев количественно охарактеризовано индексом листовой поверхности (ИЛП), рост побегов и корней — продукцией сухого вещества. (Eckardt et al., 1971.)

новном уже закончено, а у древесных растений оно ежегодно активируется в связи с распусканием почек и разворачиванием листьев. Первым признаком начавшейся активности камбия служит набухание камбиальных инициалей, в результате которого радиальные стенки сильно растягиваются и легко разрываются. Фенологически это проявляется в том, что в это время кору нетрудно снять с ветки



Рис. 201. Сезонная периодичность деятельности камбия и прироста древесины у различных древесных пород и у деревьев одного и того же вида в разных климатических условиях. У маслины и хермесового дуба (*Quercus coccifera*) рост в толщину и дифференцировка ксилемы *внезапно* останавливаются под влиянием сухости летом и пониженных температур зимой; прерванный рост сразу же возобновляется, когда наступают более благоприятные условия. У двух других видов дуба активность камбия прекращается летом и годичный прирост заканчивается благодаря *эндогенному* ритму дифференцировки. Пример лиственниц из долины, с горного склона и с границы лесной растительности показывает, что по мере увеличения высоты над уровнем моря камбиальная деятельность начинается все позже, а дифференцировка поздней древесины преждевременно прекращается. (Messeri, 1951; Tranquillini, Unterholzner, 1968.)

(отделяемость коры). Вскоре после этого начинаются первые деления. У многих тропических и субтропических деревьев, а также у инжира, маслины и молодых растений некоторых древесных пород начинается внезапный и неупорядоченный рост в толщину, который прекращается, когда внешние условия становятся неблагоприятными (рис. 201). У древесных растений умеренных широт за год образуется, как правило, одно кольцо прироста (годичное кольцо), которое в древесине состоит из гистологически различных зон — весеннего прироста и летнего прироста.

На продолжительность камбиальной активности и на тип дифференцировки, т. е. образование ранней или поздней древесины, влияют факторы внешней среды. Поэтому точные измерения роста стволов в толщину при помощи дендрометров и гистологические исследования прироста древесины служат важной фенометрической основой для изучения влияния внешних факторов на этот

процесс. Обычно образованию ранней древесины способствуют все те факторы, которые благоприятны также для распускания почек и для роста в длину молодых побегов, а все то, что тормозит рост побегов и ускоряет старение листьев, приводит к дифференцировке элементов поздней древесины. Толщина клеточных стенок в приросте древесины зависит от притока углеводов, поэтому она позволяет сделать заключение о продуктивности фотосинтеза в данном году. Световое довольствие, температура, поступление питательных веществ, водоснабжение и всевозможные повреждающие факторы внешней среды (такие, как воздействие паразитов, поедание животными, жара и мороз), а также иммиссионные нагрузки и продолжительность фотопериода влияют прямо или косвенно на ширину прироста и дифференцировку годичного кольца. Если точно известны специфический характер роста и реакция камбия данного вида на различные факторы, то строение годичных колец представляет собой настоящую летопись событий, влиявших на рост в предшествующие годы (рис. 202).

Чередование периодов вегетации и покоя

Регулярное чередование периодов активного развития и периодов, когда рост бывает временно приторможен или совсем прекращается, может быть обусловлено неблагоприятными условиями внешней среды, но оно может также быть наследственно запрограммированным и происходить спонтанно. По В. Пфефферу следует различать вызванные внешними условиями, *этиономные* перерывы в развитии и *автономный*, генотипически закрепленный ритм.

Вынужденные перерывы роста

В развитии некоторых растений периоды покоя не запрограммированы. Эти растения проходят свой жизненный цикл без перерыва, если только их не будут вынуждать к этому неблагоприятные внешние факторы. Многие озимые однолетние травы (например, *Senecio*, *Cerastium*, *Capsella*) задерживаются в своем развитии только тогда, когда температура опускается ниже точки замерзания, и возобновляют рост с наступлением оттепели. У споровых растений вплоть до папоротников также наблюдается вынужденное внешними обстоятельствами временное прекращение роста, который возобновляется сразу после улучшения условий. Рост корня — судя по многим признакам, древнейшего органа растений — регулируется, по-видимому, только этиономно. Решающую роль играет температура почвы, а недостаток воды действует лишь в том случае, если он достигает опасной степени.

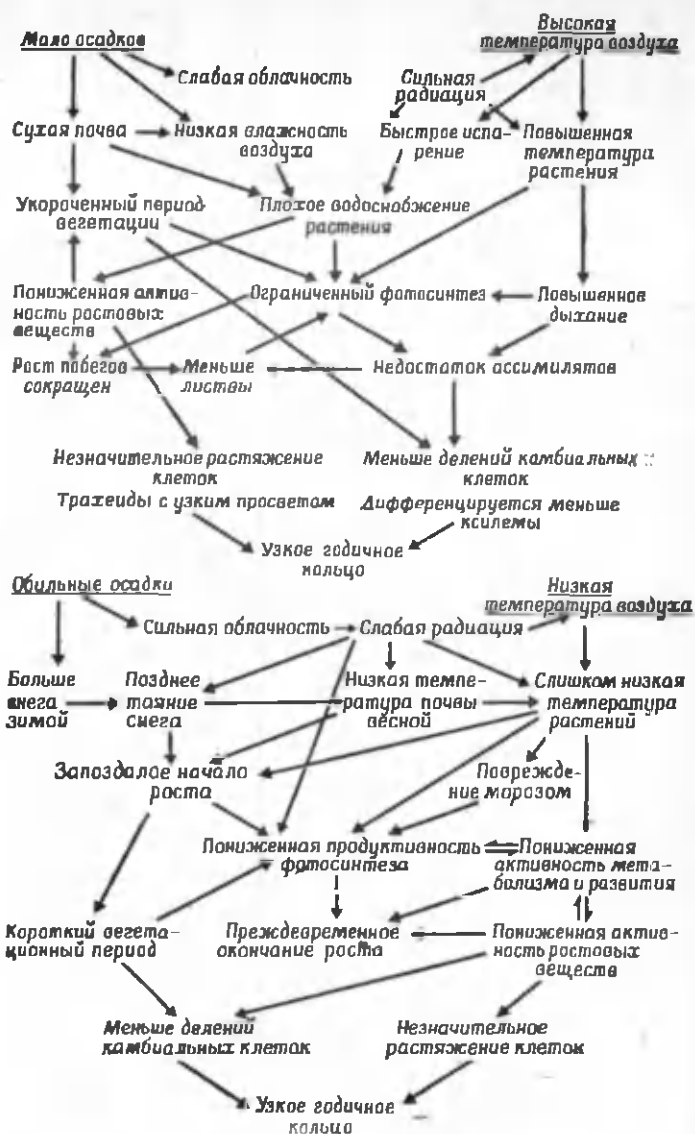


Рис. 202. Схема причинно-следственных связей между количеством атмосферных осадков, температурными условиями и приростом годичного кольца древесины у хвойного дерева. Ненормально узкое годичное кольцо может образоваться как при недостатке осадков и высокой температуре воздуха (вверху), так и при обильных осадках и низкой температуре воздуха (внизу). На схеме показаны многообразные взаимоотношения; ее следует очень тщательно рассмотреть как сверху вниз, так и снизу вверх (т. е. против направления стрелок). (Fritts, Blasing, Hayden, Kutzbach, 1971.)

Автономный ритм

У большинства цветковых растений чередование активности и покоя обусловлено генетически (поэтому его называют также «эндогенным» или «эндономным» ритмом). Это проявляется в периодическом росте побегов в длину и в толщину, в периодической (а не непрерывной) смене листы и в ритмическом заполнении и

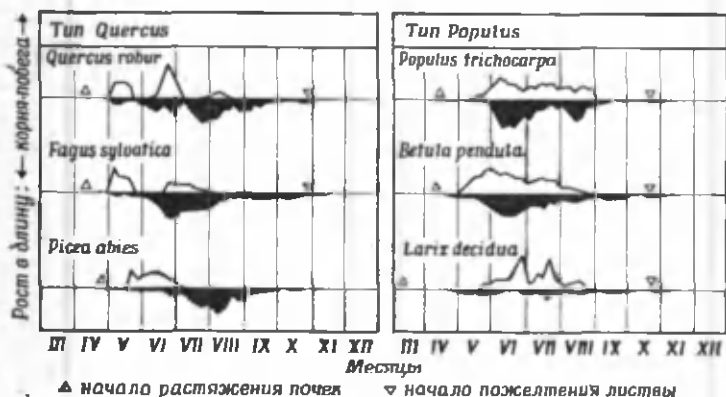


Рис. 203. Прирост в длину побега (вверх) и корней (вниз, зачернено) различных древесных пород в течение года. У типа *Quercus* рост побегов заканчивается рано; он состоит из ряда последовательных этапов, которые прерываются эндогенно обусловленными паузами роста. В большинстве случаев бывает два этапа, но второй этап может отсутствовать; иногда в конце лета появляется дополнительный Иванов побег. К этому типу относятся, кроме приведенных на рисунке видов, сосна и пихта. У типа *Populus* рост побегов в определенное время регулируется длиной дня и температурными условиями. К этому типу принадлежат также липа и белая акация. Рост корней у обоих типов регулируется в основном внешними факторами, часто он начинается до образования новых побегов и продолжается до поздней осени. (Hoffman, 1972.)

опорожнении запасующих органов. Для автономного ритма характерно то, что он существует и поддерживается без внешнего повода. Даже в постоянно влажных тропических районах, где внешние условия благоприятны для растительности в течение всего года, только 20% вечнозеленых деревьев растут непрерывно наподобие однолетних трав, у остальных же наблюдаются перерывы в развитии. Злаки и геофиты сохраняют четко выраженный ритм развития, согласованный с осадками и температурными условиями степей и саванн, даже если они проникают в районы, где в этом нет надобности.

В областях с климатическим ритмом наследственно обусловленные «физиологические часы» настраиваются на ход метеорологических условий (рис. 203, тип *Populus*). Однако при более тщательном анализе роста побегов у *некоторых* видов можно выявить значительную автономию. Превосходным примером служат буки и дубы, которые заканчивают свой рост в длину в начале лета, т. е. в такое время, когда дни еще не стали короче и все остальные внешние факторы не препятствуют росту. Спустя несколько недель вновь пробуждается готовность к развитию, что может привести к повторному распусканию почек (образованию Ивановых побегов). Только осенняя погода вызывает окончательное прекращение роста (см. рис. 203, тип *Quercus*).

Зимний покой древесных растений

К концу лета в пазухах листьев закладываются боковые почки, а верхушка побега превращается в зимующую почку или хиреет и отмирает. Когда листва начинает желтеть, почки уже находятся в покое. Переходят в состояние зимнего покоя и другие части растения, как это наблюдается у камбия и остальных тканей побега, которые приобретают при этом способность к закаливанию против мороза и дегидратации. Происходит отложение запасных веществ (крахмала и жира), различные ассимилянты и минеральные вещества перемещаются. Изменяется также ферментный аппарат: активность гидролитических ферментов и каталазы возрастает, активность полифенолоксидаз уменьшается, вместо многих ферментов появляются родственные им изоферменты, которые действуют таким же образом, но с иной зависимостью от температуры. Эти перестройки при переходе к зимнему состоянию происходят не внезапно, а постепенно, одни несколько раньше, другие позже и не во всем растении одновременно. Если зимний покой автономно запрограммирован, то он проходит несколько фаз. По В. Иогансену можно различать три последовательных этапа: подготовительную фазу, глубокий покой и завершающий период покоя (рис. 204).

1. **Подготовительная фаза (Vorguife).** Она начинается в почках еще до листопада. У некоторых древесных растений окончание периода роста и переход в состояние покоя индуцируют короткие дни — например, у тополей и ив, берез, лещины, буков, дубов, клена, елей и лиственниц, т. е. главным образом у видов, проникающих далеко на север. *Критическая длина дня* составляет 12—15 ч, а у субарктических экотипов ели даже 20 ч. Поэтому следует говорить в связи с периодами покоя не о коротком, а об укорачивающемся дне. Некоторые высокоширотные арктические растения (например, *Saxifraga rivularis*) реагируют не только на укорочение фотопериода, но и на убывающую интенсивность радиации.

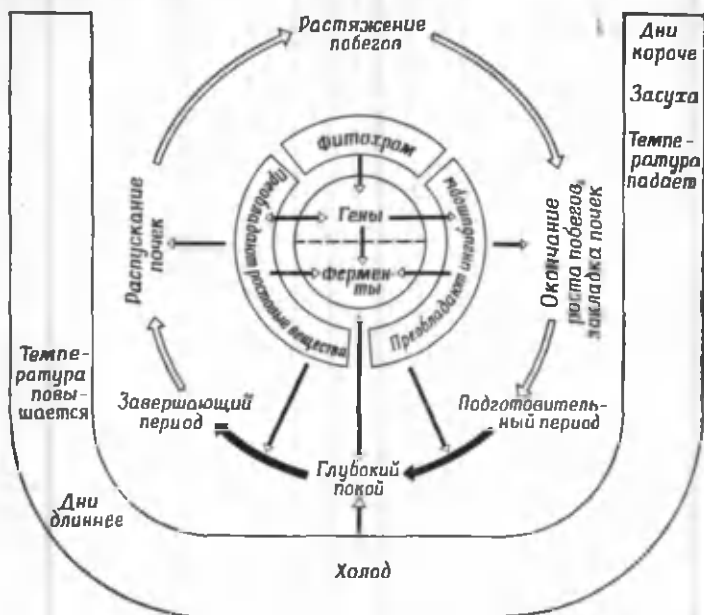


Рис. 204. Упрощенная схема влияния внешней среды (подковообразная фигура), управляющих механизмов клетки и гормональных факторов на ритм развития древесных растений.

Очень длинные дни задерживают наступление зимнего покоя у всех этих видов, а также у некоторых видов можжевельника и у многих приатлантических растений. Впрочем, длинные дни тоже могут (правда, не у древесных растений, а у геофитов, например у ландыша и различных луковичных растений) индуцировать переход к покою почек; реагирующие таким образом виды имеют, очевидно, два периода покоя, из которых один приурочен к большим зимним холодам, а второй — к летней засухе.

Второй важный регулирующий фактор — это низкие ночные температуры (в зависимости от вида, чаще всего немного ниже 10°C). Для всех растений, которые переходят в состояние покоя не автономно или при укорочении дня, решающим стимулом служит понижение температуры. Речь идет прежде всего о родах, происходящих из южных районов умеренных зон, таких, как ясень, конский каштан, сирень, вишня и многие другие. Снижение температуры, по-видимому, вообще более эффективно, чем короткий день, так как оно может у многих фотопериодически регулируемых растений заменять в эксперименте укорочение фотопериода. В природе фотопериодизм и термопериодизм неизбежно связаны друг с другом; поэтому не удивительно, что ритм вегетации и многие

другие жизненные процессы регулируются совместным действием этих двух переменных. Изменение освещенности нередко служит первым стимулом к перестройке физиологического состояния, которую затем доводит до конца изменение температуры.

2. **Глубокий покой (Vollruhe).** Во время подготовительной фазы торможение почек постепенно усиливается, пока наконец в ноябре или декабре в наших широтах не наступает глубокий покой. Теперь уже нельзя вызвать у растений распускание почек обогревом или удлинением фотопериода. Неспособность растений в состоянии глубокого покоя преждевременно трогаться в рост очень важна с точки зрения экологии устойчивости. Растения районов с холодной зимой не должны реагировать на дни с *мягкой* погодой в середине зимы, иначе при последующей волне холода они неизбежно повреждались бы. У растений, которым не свойствен глубокий зимний покой (например, у видов *Citrus*), это происходит очень часто. Низкие температуры ускоряют начало перехода в активное состояние. Многие древесные растения (тополь, клен, липы, сосны, семечковые и косточковые плодовые, а также виноград) обнаруживают сильно выраженную потребность в холоде, они могут нормально трогаться в рост только после охлаждения. Для этого чаще всего необходимо воздействие температур около 0°C в течение 3—4 недель.

3. **Завершающий период покоя (Nachruhe).** После выхода из глубокого покоя можно вызвать развитие почек обогреванием (теплыми ваннами) или дополнительным освещением. В средних широтах переход к активности заканчивается в течение февраля. После этого начало роста зависит только от факторов среды.

Ритм вегетации и фитогормоны

Сезонные изменения активности и действующие при этом молекулярные механизмы изучает физиология развития, выводы которой имеют первостепенное значение для экологии. Внешние факторы вызывают (наряду с другими биохимическими реакциями) прежде всего сдвиги в соотношении между стимулирующими и ингибирующими фитогормонами (рис. 205). При переходе в состояние покоя количество гиббереллиновой кислоты, по-видимому, резко снижается, поэтому вначале доминируют абсцизовая кислота и другие ингибиторы роста. Однако уже во время глубокого покоя и особенно в завершающий период концентрация веществ, стимулирующих рост, быстро увеличивается, что вновь активизирует клеточный метаболизм и обуславливает готовность к дальнейшему развитию. При этом фитогормонам приходится играть роль посредников между наследственно закрепленной функциональной программой и влиянием внешней среды; они должны как можно более гармонично приспособлять состояние растения к внешним

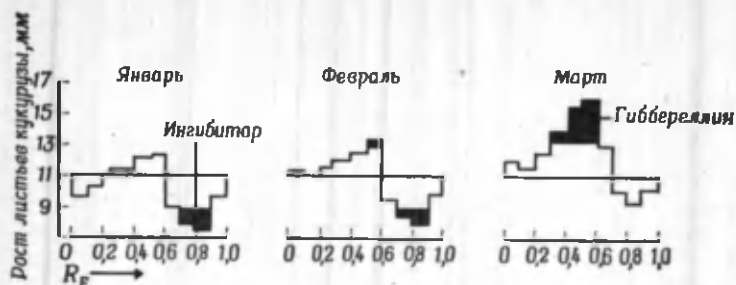


Рис. 205. Влияние холода на содержание гиббереллина и ингибиторов роста в ветвях черной смородины (*Ribes nigrum*). Активность регуляторов роста определяли после разделения их методом хроматографии на бумаге при помощи ростового теста на листьях кукурузы. (По El-Antably, Wareing, из Hess, 1972; Phillips, 1972.)

условиям, координируя разнообразнейшие жизненные функции — не только рост и развитие, но также усвоение углерода и баланс ассимилятов, водный обмен и устойчивость к неблагоприятным климатическим факторам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экология — это наука, задача которой состоит в том, чтобы вскрыть многочисленные взаимосвязи между организмами и факторами местообитания, объяснить, обобщить и отобразить эти связи во всей их сложности и изменчивости. Исходя из анализа различных факторов, нужно попытаться охватить действие многообразных и все время изменяющихся условий внешней среды, реакции и приспособления организмов и процессы регуляции в системе организм — среда. Все факторы среды постоянно и совместно действуют на растение, которое должно адаптироваться к ним, чтобы сохраниться в своем ареале и выдержать конкуренцию с другими видами. Наглядный пример многопланового переплетения внешних факторов, баланса веществ и процессов развития представлен на рис. 202. Он позволяет понять, как определенная реакция растения (узкий годичный прирост древесины) может быть вызвана самыми разными условиями и как определенный внешний фактор вызывает разнообразнейшие эффекты.

Особенности экологической методики

Сложность воздействий внешней среды и реакции растений на эти воздействия заставляет тщательно планировать исследования и как можно более всесторонне оценивать результаты измерений. Приводимая модель осуществления программы экологических исследований (рис. 206) должна дать читателю представление об объеме тематики и разнообразии методов работы.

Прежде всего нужно приспособить те из имеющихся методов измерения, которые будут признаны в данном случае пригодными, к объекту исследования и особенностям пробной площади. При этом нередко приходится заново разрабатывать отдельные измерительные устройства. Собственно программа измерений включает получение данных о пространственном распределении и последовательных изменениях факторов местообитания и физиологического состояния растений за длительный промежуток времени (по меньшей мере весь вегетационный период) и регистрацию этих данных при помощи автоматических устройств. Эколого-физиологические измерения в естественных условиях могут дополняться лабораторными опытами; такие опыты дают хорошо воспроизводимые результаты, позволяющие судить о физиологическом состоянии рас-

Постановка проблемы

Выбор подходящего фитоценоза и пробной площади

Выбор и совершенствование методов применительно к изучаемой проблеме

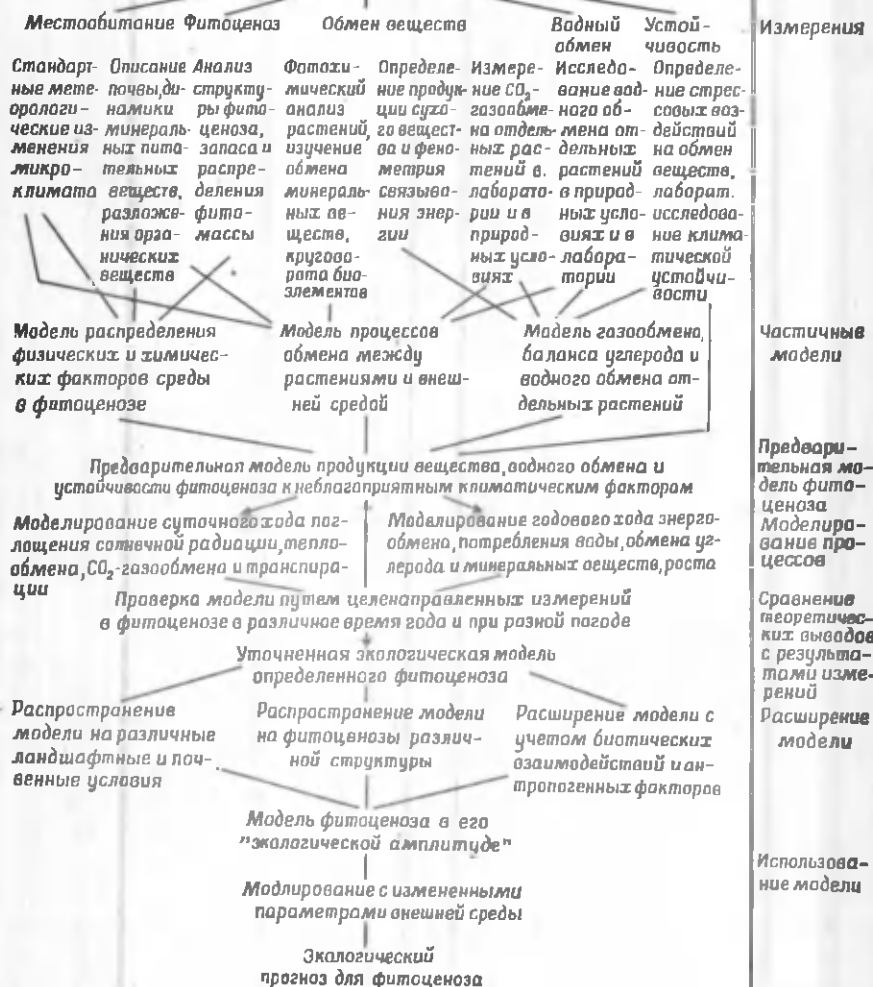


Рис. 206. Схема этапов экспериментально-экологического исследования от постановки проблемы до экологического прогноза. (По Larcher, Cernusca, Schmidt, 1973; Cernusca, 1973.)

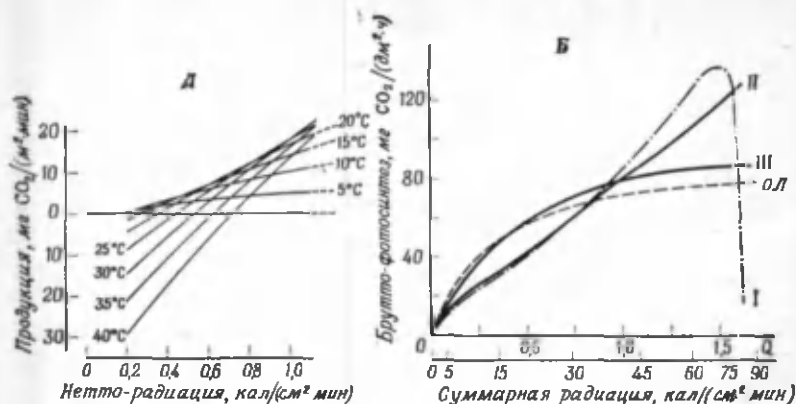


Рис. 207. Примеры машинного моделирования.

А. Зависимость продукции сухого вещества в хвойных лесах с ИЛП 15 от баланса радиации в дневное время и от температуры. При любом уровне температуры продукция линейно возрастает с увеличением нетто-радиации, причем подъем тем круче, чем выше температура. (Matsuda, Baumgartner, 1975.)

Б. Вычисленный брутто-фотосинтез отдельного горизонтально расположенного листа (ОЛ) и растительных сообществ с ИЛП 5 в зависимости от интенсивности радиации и положения листьев по отношению к падающим лучам. I — вертикальные листья; II — листья, расположенные параллельно поверхности шаровидной кроны; III — горизонтальные листья. (Ross, Bichele, 1968.)

тений при самых различных внешних условиях, причем интересные исследователя факторы можно как угодно варьировать по отдельности или группами. Лабораторные измерения облегчают понимание результатов, полученных в естественных условиях, и позволяют быстро выявить лимитирующие факторы.

При подведении итогов отдельные результаты должны быть сведены в единое целое. При большом, как правило, объеме получаемых данных это можно выполнить только с помощью электронных вычислительных машин. Вычисленные результаты уже нельзя исчерпывающе выразить в обычной словесной форме, поэтому пытаются представить их более обозримо, в виде таких графических моделей, как блок-схемы (см., например, рис. 3), корреляционные диаграммы или графы (например, рис. 202). Первый этап обработки материала (синтез данных) приводит к частичным моделям, которые описывают поведение отдельных растений и частные аспекты того, что происходит в местообитании (например, модель баланса радиации или обменных процессов). От частичной модели путь синтеза ведет к модели всего фитоценоза, которая расширяется с помощью машинных экспериментов («проигрывание» различных ситуаций) и дополнительно проверяется с помощью новых целенаправленных измерений. Проверенную модель можно путем тщательно спланированных кратковременных измерений при характер-

ных состояниях погоды настолько расширить пространственно, что она охватит всю экологическую амплитуду растительного сообщества без затраты дополнительного труда. *Общая экологическая модель* как конечный результат допускает математическую интерпретацию причинно-следственных и кибернетических связей в системе растительный покров — внешняя среда и создает основу для *экологических прогнозов*, на которых могут базироваться плановые решения (рис. 207).

Как при любых обобщениях и экстраполяциях, ценность результатов, получаемых при моделировании, зависит прежде всего от правильного отбора первичных данных. Последние не только должны быть достаточно точны, но они прежде всего должны составлять подходящую основу для принятия важных практических решений. Конкретные результаты измерений всегда относятся только к определенному растению в определенной фазе развития и к состоянию приспособленности, которое зависит от предшествующих условий. Часто, хотя и не всегда, становится возможным обобщение — в известных границах. Если держаться в этих границах и снова и снова проверять промежуточные модельные результаты путем целенаправленных измерений в природе, то математические расчеты и логические сопоставления могут привести к верным выводам. Оказание помощи в этом деле будет одной из важных задач экспериментальной физиологии растений.

ПРИЛОЖЕНИЕ

1. НЕКОТОРЫЕ СОКРАЩЕНИЯ И СИМВОЛЫ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ В КНИГЕ

- А — ассимиляция
А_н — нетто-ассимиляция
АДФ — аденозиндифосфат
Акц — акцептор
АТФ — аденозинтрифосфат
Б — запас биомассы (фитомассы) в экосистеме
ΔБ — изменение биомассы экосистемы (при положительных значениях — прирост)
- Д — дыхание
Д_{св} — световое дыхание (фотодыхание)
Д_т — темновое дыхание
дм₂ — означает, что учитывалась общая поверхность листа (верхняя + нижняя)
- ДНВ — дефицит насыщения водой
ИК — инфракрасная радиация (> 750 нм)
ИЛП — индекс листовой поверхности
ИТ — избыточная температура (превышение температуры растения над температурой воздуха)
- К — потеря сухого вещества, потребленного консументами (поедание, паразитизм)
- кг — килограмм, единица массы
- Л — ассимилирующая поверхность
ЛЗ₅₀ — засуха, вызывающая 50%-ное повреждение
М_а — масса поглощенных минеральных веществ
М_б — запас минеральных веществ биоценоза
М_в — масса включенных минеральных веществ
М_к — потеря минеральных веществ вследствие поедания
М_{оп} — потеря минеральных веществ с опадом
М_г — масса вымываемых минеральных веществ (рекреция)
мм — миллиметр, единица длины (1 мм = 10⁻³ м), а также мера количества атмосферных осадков (1 мм осадков = 1 л воды на 1 м² поверхности почвы)
- НАД⁺ — никотинамидадениндинуклеотид; восстановленная форма: НАДН·Н⁺ (упрощенная форма записи НАД·Н₂)
- НАДФ⁺ — никотинамидадениндинуклеотидфосфат; восстановленная форма: НАДФН·Н⁺ (НАДФ·Н₂)

О	— количество осадков, выпадающих на растительный покров или на открытую поверхность
О _н	— осадки, попадающие на почву под растительным покровом (нетто-масса осадков)
ОВВ	— относительная влажность воздуха
ОксАц	— оксалоацетат
Оп	— потеря органического сухого вещества с опадом
ОСД	— относительное световое довольствие
П	— продукция, продуктивность растительного покрова
П _б	— брутто-продуктивность
П _н	— нетто-продуктивность, нетто-первичная продукция
ПВ	— полевая влагоемкость (почвы)
Пир	— пируват
РуДФ	— рибулозо-1,5-дифосфат
РуФ	— рибулозо-5-фосфат
Тр	— транспирация
Тр _{кут}	— кутикулярная транспирация
Тр _у	— устьичная транспирация
УЗ	— точка устойчивого завядания
УФ	— ультрафиолетовая радиация (< 400 нм)
Ф	— фотосинтез (брутто-фотосинтез)
Ф _н	— нетто-фотосинтез
ФАР	— фотосинтетически активная радиация (380—710 нм)
ФГА	— 3-фосфоглицериновый альдегид
ФГК	— 3-фосфоглицериновая кислота
ФЕП	— фосфоенолпируват
Эв	— испаряемость, потенциальная эвапорация
Эк _п	— экономический коэффициент продуктивности
Эк _с	— экономический коэффициент экосистемы
Эк _ф	— экономический коэффициент фотосинтетической способности
С	— концентрация
С _А	— концентрация CO ₂ или H ₂ O в воздухе снаружи от листа
С _Г	— концентрация CO ₂ или H ₂ O в системе межклетников листа
D	— константа диффузии (м ² ·с ⁻¹)
E	— масса испаренной воды
ε _п	— коэффициент полезного действия лучистой энергии для продуктивности растительного покрова
ε _ф	— коэффициент полезного действия лучистой энергии в процессе фотосинтеза
F	— поток, поток массы
hν	— энергия кванта света ($h = 6,625 \cdot 10^{-34}$ Дж·с)
I	— общая радиация в определенном участке растительного покрова (или водоема)

- I_0 — радиация, падающая на растительный покров (водоем)
 I_A — поглощенная радиация
 I_K — освещенность при компенсации ($\Phi = D$)
 I_s — освещенность при световом насыщении фотосинтеза
 k_M — фактор оборота минеральных питательных веществ в биоценозе
 k_T — скорость реакции биохимического процесса при определенной температуре
 P — тургорное давление, натяжение клеточной стенки
 π^* — потенциальное осмотическое давление
 pH — отрицательный логарифм концентрации водородных ионов
 Φ — квантовый выход (моль $O_2 \cdot \text{эйнштейн}^{-1}$)
 Ψ — водный потенциал
 Ψ_P — потенциал гидростатического давления, потенциал давления клеточной стенки
 Ψ_π — осмотический потенциал
 Ψ_T — матричный потенциал
 Q — поток энергии
 Q_B — обмен энергии в почве
 Q_K — обмен энергии, обусловленный конвекцией
 Q_M — обмен энергии, связанный с метаболизмом
 Q_P — обмен энергии в растительном покрове
 Q_S — обмен энергии, связанный с поглощением и испусканием радиации
 Q_V — обмен энергии при испарении и конденсации
 Q_{10} — температурный коэффициент биохимических и физических процессов
 r — сопротивление транспорту веществ, диффузионное сопротивление
 r_a — сопротивление пограничного слоя
 r_s — устьичное сопротивление диффузии
 r_x — «сопротивление карбоксилирования»
 R — универсальная газовая постоянная ($R = 8,3143 \text{ Дж} \cdot \text{К}^{-1} \cdot \text{моль}^{-1}$)
 t — время (момент, продолжительность)
 T — температура (все данные в $^{\circ}\text{C}$)
 τ — матричное давление
 TL_{50} — низкая или высокая температура, вызывающая 50%-ное повреждение
 W — общее содержание воды
 W_a — поглощенная вода
 $W_{\text{ант}}$ — действительное содержание воды (при взятии пробы)
 W_d — доступная вода
 $W_{\text{эт}}$ — потеря воды вследствие эвапотранспирации

W_I	— вода осадков, задерживаемая растительностью
$W_{пв}$	— содержание воды в почве при полевой влагоемкости
W_s	— содержание воды в насыщенном состоянии
$W_{сп}$	— потеря воды вследствие стока и просачивания
$W_{уз}$	— содержание воды в почве при устойчивом завядании растений
Z	— относительная высота
$\%$	— промилле, тысячные доли

2. СООТНОШЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ЕДИНИЦ

Энергия

$$1 \text{ Дж} = 1 \text{ н} \cdot \text{м} = 1 \text{ кг} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{с}^{-2} = 1 \text{ Вт} \cdot \text{с} = 0,239 \text{ ккал}$$

$$1 \text{ Вт} \cdot \text{ч} = 3,6 \text{ кВт} \cdot \text{с} = 3,6 \text{ кДж} = 0,86 \text{ ккал}$$

$$1 \text{ кал} = 4,1868 \text{ Дж}$$

$$1 \text{ кал (15}^\circ) = 4,1855 \text{ Дж}$$

$$1 \text{ кал (термохим.)} = 4,184 \text{ Дж}$$

$$1 \text{ ккал} = 1,163 \text{ Вт} \cdot \text{ч}$$

Радиация

$$1 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2} = 1 \text{ Дж} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1} = 1,43 \cdot 10^{-5} \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$$

$$1 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1} = 6,98 \cdot 10^2 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2} = 6,98 \cdot 10^5 \text{ эрг} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$$

$$1 \text{ эрг} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{с}^{-1} = 1,43 \cdot 10^{-6} \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1} = 10^{-3} \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$$

$$1 \text{ клк} \approx 10 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2} = 0,015 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$$

$$1 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2} \text{ (ФАР)} \approx 4 \text{ мкэйнштейн} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1} = 40 \text{ нэйнштейн} \cdot \text{см} \cdot \text{с}^{-1}$$

$$1 \text{ эйнштейн} = \text{от } 1,7 \cdot 10^5 \text{ Дж (при } \lambda \text{ 700 нм)} \text{ до } 3 \cdot 10^5 \text{ Дж (при } \lambda \text{ 400 нм)}$$

Давление

$$1 \text{ бар} = 10^5 \text{ н} \cdot \text{м}^{-2} = 10^5 \text{ Па} = 100 \text{ Дж} \cdot \text{кг}^{-1} = 10^6 \text{ эрг} \cdot \text{см}^{-3}$$

$$1 \text{ бар} = 750 \text{ торр} = 0,9869 \text{ атм}$$

$$1 \text{ торр} = 1,33 \cdot 10^{-3} \text{ бар} \approx 1 \text{ мм рт. ст.}$$

$$1 \text{ атм} = 1,0132 \text{ бар} = 760 \text{ торр}$$

Фитомасса

$$1 \text{ г сухого вещества на } 1 \text{ м}^2 = 10^{-2} \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$$

$$1 \text{ г органического сухого вещества} \approx 0,45 \text{ г С} \approx 1,5 \text{ г CO}_2$$

$$1 \text{ г С} \approx 2,2 \text{ г органического сухого вещества} \approx 3,4 \text{ г CO}_2$$

$$1 \text{ г CO}_2 \approx 0,65 \text{ г органического сухого вещества} \approx 0,30 \text{ г С}$$

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Из приведенных в данном списке публикаций были заимствованы оригиналы рисунков и таблиц или исходные данные для них. За редкими исключениями, оригиналы были изменены автором. Рисунки без ссылок на источник выполнены по оригинальным эскизам автора.

Тот, кто хотел бы ближе познакомиться с экспериментальной экологией растений, найдет в работах, отмеченных звездочкой, ссылки на дополнительную литературу — учебные руководства и обзоры.

- Abel W. O.* Die Austrocknungsresistenz der Laubmoose. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Abt. 1, 165, 619—707 (1956).
- Addicotl F. T.*, Environmental factors in the physiology of abscission. *Plant Physiol.*, 43, 1471—1479 (1968).
- Александров В. Я.* Cytophysiological and cytoecological investigations of resistance of plant cells toward the action of high and low temperature. *The Quarterly Rev. Biol.*, 39, 35—77 (1964).
- Александров В. Я.* Клетки, макромолекулы и температура, изд-во «Наука», Л., 1975.
- Алексеев В. А.* Световой режим леса, изд-во Наука, Л., 1975.
- Allen L. H., Yocum C. S., Lemon E. R.*, Photosynthesis under field conditions. VII. Radiant energy exchanges within a corn crop canopy and implications in water use efficiency. *Agronomy Journal*, 56, 253—259 (1964).
- Allman L., Dittmer S.*, *Environmental Biology*. Fed. Amer. Soc. Exp. Biol. Bethesda, Maryland, 1966, 60—121, 1966.
- Aronidsson I.*, Austrocknungs- und Dürre-resistenzverhältnisse einiger Repräsentanten öländischer Pflanzenvereine nebst Bemerkungen über Wasserabsorption durch oberirdische Organe. *Oikos*, Kopenhagen, Suppl. 1, 5—181 (1951).
- Aubert B.*, Effets de la radiation globale sur la synthèse d'acides organiques et la régulation stomatique des plantes succulentes. *Oecol. Plant.*, 6, 25—34 (1971).
- Aulitzky H.*, Die Bodentemperaturverhältnisse an einer zentralalpinen Hanglage beiderseits der Waldgrenze. I. Die Bodentemperatur oberhalb der zentralalpinen Waldgrenze. *Arch. Meteorol. Geophys. Bioklimatol.*, B 10, 445—532 (1961).
- Aulitzky H.*, II. Über die Bodentemperaturen im subalpinen Zirben-Lärchenwald. *Arch. Meteorol. Geophys. Bioklimatol.*, B 11, 301—362 (1962).
- Aulitzky H.*, Über die Ursachen von Unwetterkatastrophen und den Grad ihrer Beeinflussbarkeit. *Cbl. ges. Forstwesen*, 85, 2—32 (1968).
- Baeumer K.*, *Allgemeiner Pflanzenbau*. E. Ulmer, Stuttgart, 1971.
- * *Bannister P.*, *Introduction to Physiological Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford — London — Edinburgh — Melbourne, 1976.
- Barrs H. D.*, Light intensity and water-use efficiency. *C.S.I.R.O., Div. Irrig. Res. Ann. Rep.*, 1968—1969, 7, 1969.
- Barrs H. D.*, Determination of water deficits in plant tissues. In: R. T. Kozlowski, *Water deficits and plant growth*, Vol. 1, 235—368. Academic Press, New York — London, 1968.
- Бартков Б. И., Зверева Е. Г.* Распределение ассимилятов в период плодоношения бобовых растений (о принципе дублирования в фитосистемах). *Физиология и биохимия культурных растений*, 6, 502—505 (1974).
- Bauer H.*, Hitzeresistenz und CO₂-Gaswechsel nach Hitzestress von Tanne (*Abies alba* Mill.) und Bergahorn (*Acer pseudoplatanus* L.). Diss., Innsbruck, 1970.

- Bauer H., Huter M., Larcher W., Der Einfluß und die Nachwirkung von Hitze- und Kältestress auf den CO₂-Gaswechsel von Tanne und Ahorn. Ber. Dt. Bot. Ges., 82, 65—70 (1969).
- Baumgartner A., Reichel E., Preliminary results of new investigations of world's water balance. Bull. IASH, Gentbrugge, 1970, 65—78 (1970).
- * Базилевич Н. И., Родин Л. Я., Geographical regularities in productivity and the circulation of chemical elements in the earth's main vegetation types. In: Soviet Geography (Rev. & Translation). American Geogr. Soc., New York, 1971.
- Базилевич Н. И., Родин Л. Я., Разов Н. Н., Geographical aspects of biological productivity. Soviet Geography (Rev. & Translation). American Geogr. Soc., New York, 1971.
- Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ, изд-во «Наука», Новосибирск, 1974.
- Bendetta G., Kälteresistenz von Tanne (*Abies alba* Mill.), Lärche (*Larix decidua* Mill.) und Edelkastanie (*Castanea sativa* Mill.). Diss., Innsbruck, 1972.
- * Berge H., Immissionsschäden. In: Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd. 11, Liefg. 4, Parey, Berlin—Hamburg, 1970.
- Berger W., Das Wasserleitungssystem von krautigen Pflanzen, Zwergsträuchern und Lianen in quantitativer Betrachtung. Beitr. Bot. Cbl., 48, 364—390 (1931).
- Berger-Landefeldt U., Temperaturbeobachtungen um ein Blatt. Ber. Dt. Bot. Ges., 71, 22—333 (1958).
- * Berger-Landefeldt U., Der Energieumsatz am Standort. Bot. Jb., 86, 402—448 (1967).
- Bertsch A., CO₂-Gaswechsel und Wasserhaushalt der aerophilen Grünalge *Apotococcus lobatus*. Planta, 70, 46—72 (1966).
- Beschel R., Flechtenvereine der Städte, Stadtflechten und ihr Wachstum. Ber. Natw.-med. Ver., Innsbruck, 52, 7—158 (1958).
- Biebl R., Trockenresistenz und osmotische Empfindlichkeit der Meeresalgen verschieden tiefer Standorte. Jb. wiss. Bot., 86, 350—386 (1938).
- * Biebl R., Protoplasmatische Ökologie der Pflanzen. Wasser und Temperatur. Protoplasmatologia XII/1, Springer, Wien, 1962.
- Biebl R., Maier R., Tageslänge und Temperaturresistenz. Österr. Bot. Z., 117, 176—194 (1969).
- Billes G., Lossaint P., Cortez I., L'activité biologique des sols dans les écosystèmes méditerranéens. II. Minéralisation de l'azote. Rev. Ecol. Biol. Sol., 8, 533—552 (1971).
- * Black C. C., Ecological implications of dividing plants into groups with distinct photosynthetic production capacities. In: J. B. Cragg (ed.), Advances in Ecological Research. Vol. 7, 87—114, Academic Press, London—New York, 1971.
- * Black C. C., Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO₂ uptake. Ann. Rev. Plant Physiol., 24, 253—286 (1973).
- Blinks L. R., Manual of Phycology. Waltham, Mass., 1951.
- Bliss L. C., Devon Island, Canada. In: Rosswall T., Heal O. W. (eds.), Structure and Function of Tundra Ecosystems. Ecol. Bull. (Stockholm), 20, 17—60 (1975).
- Blüthgen J., Allgemeine Klimageographie. W. de Gruyter, Berlin, 1964.
- Böhning R. H., Burnside C., The effect of light intensity on the rate of apparent photosynthesis in leaves of sun and shade plants. Amer. J. Bot., 43, 557—561 (1956).
- Bolin B., The carbon cycle. Scientific American, 223 (3), 124—132 (1970).
- Bornkamm R., Standortsbedingungen und Wasserhaushalt von Trespen-Halbtrockenrassen (Mesobromion) im oberen Leinegebiet. Flora, 146, 23—67 (1958).
- Boyer J. S., Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. Plant Physiol., 46, 233—235 (1970).
- Boyer J. S., Nonstomatal inhibition of photosynthesis in sunflower at low leaf water potentials and high light intensities. Plant Physiol., 48, 532—536 (1971).

- Boyer J. S., Water transport in plants: mechanism of apparent changes in resistance during absorption. *Planta*, **117**, 187—207 (1974).
- Boyer J. S., Bowen B. L., Inhibition of oxygen evolution in chloroplasts isolated from leaves with low water potentials. *Plant Physiol.*, **45**, 612—615 (1970).
- Boyer Y., Données écologiques et écophysiological sur certaines fougères de la Région du Banyuls. *Vie et Milieu, Ser. C: Biologie terrestre*, **19**, 331—344 (1968).
- * Boysen-Jensen P., Die Stoffproduktion der Pflanzen. G. Fischer, Jena, 1932.
- * Brock Th. D., Life at high temperatures. *Science*, **158**, 1012—1019 (1967).
- * Buch K., Das Kohlendioxyd in der atmosphärischen Luft. In: W. Ruhland (ed.), *Handbuch der Pflanzenphysiologie V/1: 12—23*, Springer, Berlin—Göttingen—Heidelberg, 1960.
- Bünning E., Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. Springer, Berlin—Göttingen—Heidelberg, 3. Aufl., 1953.
- Burian K., *Phragmites communis* Trin. im Röhricht des Neusiedler Sees. Wachstum, Produktion und Wasserverbrauch. In: Ellenberg H.: *Ökosystemforschung*. Springer, Heidelberg, 1973, 61—78, 1973.
- Burian K., Aktuelle Hitzebelastung und Hitzeresistenz verschiedener Gewebe bei Kakteen der Sonora-Wüste. Im Druck, 1976.
- * Burrows F. J., Milthorpe F. L., Stomatal conductance in the control of gas exchange. In: Kozlowski R. T.: *Water Deficits and Plant Growth*, **4**, 103—152, Academic Press, 1976.
- Цельникер Ю. Л., Князева И. Ф., Акулова Е. А. Видимая и инфракрасная радиация под пологом хвойных и лиственных древостоев. В сб.: Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса, изд-во «Наука», М., 1967.
- Cernusca A., Energiebilanz natürlicher und künstlicher Ökosysteme. *Umschau*, **72**, (19), 628—630, 1972.
- Cernusca A., Einsatz mobiler Meßeinrichtungen in der Ökosystemforschung. In: H. Ellenberg (ed.), *Ökosystemforschung*, 195—201, 1973.
- Cernusca A., Energy exchange within individual layers of a meadow. *Oecologia*, **23**, 141—149 (1976a).
- Cernusca A., Energie- und Wasserhaushalt eines alpinen Zwergstrauchbestandes während einer Föhnperiode. *Arch. Met. Geoph. Biokl.*, **B 24**, 219—241 (1976b).
- Cernusca A., Ökologische Veränderungen durch das Anlegen von Schiabfahrten an Waldhängen. Veröff. Fonds f. Umweltstudien Bonn 1977.
- Cernusca A., Kofler W., Schinner F., Ökologische Grundlagen des Natur- und Umweltschutzes. In: Kofler W.: *Natur und Umweltschutz in Tirol*. Golf-Verlag, Innsbruck 1976, 19—37 (1976).
- * Chapman S. B., *Methods in Plant Ecology*. Blackwell Publ., Oxford 1976.
- Christophersen J., Mikroorganismen. In: H. Precht, J. Christophersen, H. Hensel, *Temperatur und Leben*, Springer, Berlin—Göttingen—Heidelberg, 1955.
- Cintron G., 1970: In: H. T. Odum und R. F. Pigeon, *A. Tropical Rain Forest*, Vol. 3, H-133; US. Atomic Energy Comm., Oak Ridge, 1970.
- Clark J., Photosynthesis and respiration in white spruce and balsam fir. *State Univ. Coll. For. Syracuse, N. Y.*, 1961.
- * Cowan I. R., Transport of water in the soil-plant-atmosphere system. *J. Appl. Ecol.*, **2**, 221—239 (1965).
- Clodius S., Die Zukunftsplanung auf dem Wassergebiet. *Der Biologieunterricht*, **6**, 101—110 (1970).
- * Dässler H. G., Ranft H., Das Verhalten von Flechten und Moosen unter dem Einfluß einer Schwefeldioxidbegasung. *Flora, Abt. B*, **158**, 454—461 (1969).
- Dässler H. G., Ranft H., Rehn K. H., Zur Widerstandsfähigkeit von Gehölzen gegenüber Fluorverbindungen und Schwefeldioxid. *Flora*, **161**, 289—302 (1972).
- Dässler H.-G., Einfluß von Luftverunreinigungen auf die Vegetation. VEB Gustav Fischer-Verlag, Jena, 1976.
- Decker J. P., Further evidence of increased carbon dioxide production accompanying photosynthesis. *J. Solar Energy*, **1**, 30—33 (1957).

- Deevey E. S.*, Mineral cycles. *Scientific American*, 223, (3), 148—158 (1970).
- Delmarko R.*, Diplomarbeit, Innsbruck, 1977.
- Delwiche C. C.*, The nitrogen cycle. *Scientific American*, 223 (3), 136—146 (1970).
- De Wit C. T.*, Transpiration and crop yields. *Vers. Landbouk. Onderzoek*, 64, 6, 5—88 (1958).
- * *De Wit C. T., Brouwer R., Penning de Vries F. W. T.*, The simulation of photosynthetic systems. In: Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity. Proc. IBP/PPP Techn. Meeting Tfehon, 47—70. Centre Agr. Publ. Doc., Wageningen, 1970.
- Doring B.*, Temperaturabhängigkeit der Wasseraufnahme und ihre ökologische Bedeutung. *Bot. Z.*, 28, 305—383 (1935).
- Donald C. M.*, Competition for light in crops and pastures. In: Mechanisms in Biological Competition. Symp. Soc. for Exp. Biol., 15, 282—313 (1961).
- Duvigneaud P.* (ed.), L'écologie science moderne de synthèse. Vol. 2: Écosystèmes et Biosphère. Min. Educ. Nat. Cult., Brussel, 1967.
- * *Duvigneaud P.*, La synthèse écologique. Doin, Paris, 1974.
- Duvigneaud P., Denaeyer de Smet S., Ambroes P., Timperman J., Marbaise J. L.*, Recherches sur l'écosystème forêt. B. La chenaie mélange calcicole de Virelles-Blaimont. *Bull. Soc. R. Bot. Belge*, 102, 317—327, 339—354 (1969).
- * *Duvigneaud P., Denaeyer-de Smet S.*, Biological cycling of minerals in temperate deciduous forests. In: D. E. Reichle (ed.), Analysis of Temperate Forest Ecosystems. Ecological Studies, 1, 199—225. Springer, Berlin—Heidelberg—New York, 1970.
- Eberhardt F.*, Der Atmungsverlauf alternder Blätter und reifender Früchte. *Planta*, 45, 57—68 (1955).
- Eckardt F. E., Heim G., Melhy M., Saugier B., Sauvezon R.*, Fonctionnement d'un écosystème au niveau de la production primaire. Mesures effectuées dans une culture d'*Helianthus annuus*. *Oecol. Plant.*, 6, 51—100 (1971).
- El Aouni M. H., Mousseau M.*, Relation d'échange de CO₂ chez les aiguilles du Pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* Arn.) avec l'âge, la teneur en chlorophylle et réassimilation. *Photosynthetica*, 8, 78—86 (1974).
- Elkin L., Park R. B.*, Chloroplast fluorescence of C₄ plants. I. Detection with infrared color film. *Planta*, 127, 243—250 (1975).
- Ellenberg H.*, Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchen-Mischwaldgesellschaften Nordwestdeutschlands. *Mitt. floristisch-soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen*, 5, 3—135 (1939).
- * *Ellenberg H.*, Bodenreaktion (einschließlich Kalkfrage). In: W. Ruhland (ed.), *Handbuch der Pflanzenphysiologie IV*, 638—708, Springer, Berlin—Göttingen—Heidelberg, 1958.
- Ellenberg H.*, Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. In: H. Walter (ed.), *Einführung in die Phytologie*, Bd. IV/2, E. Ulmer, Stuttgart, 1963.
- Ellenberg H.*, Stickstoff als Standortsfaktor. *Ber. Dt. Bot. Ges.*, 77, 82—92 (1964).
- Ellenberg H.*, Nitrogen content, mineralization and cycling. In: P. Duvigneaud (ed.), *Productivity of Forest Ecosystems*. UNESCO, Paris, 1971, 509—514 (1971).
- El-Sharkawy M. A., Hesketh J. D.*, Effects of temperature and water deficit of leaf photosynthetic rates of different species. *Crop. Sci.*, 4, 514—518 (1964).
- Ernst W. H. O.*, Wieviel Schwermetall können Pflanzen vertragen? *Umschau*, 70, 355—356 (1976).
- Finck A.*, Pflanzenernährung in Stichworten. F. Hirt, Kiel, 1969.
- Findenegg J.*, Die Bedeutung des Austausches für die Entwicklung des Phytoplanktons in den Ostalpenseen. *Schweiz. Z. Hydrobiol.*, 29, 125—144 (1967).
- Findenegg J.*, Die Eutrophierung des Mondsees im Salzkammergut. *Z. Wasser- und Abwasserforsch.*, 2, 139—144 (1969).
- Fischer A.*, Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. *Jb. wiss. Bot.*, 22, 73—160 (1891).

- Florineth F.*, Wasserhaushalt von *Stipa pennata* ssp. *eriocaulis*, *Stipa capillata* und *Festuca valesiaca* im Steppengebiet des oberen Vinschgaus. *Oecol. Plant.*, **9**, 295—315 (1975).
- * *Fortescue J. A. C.*, *Marten G. G.*, Micronutrients: Forest ecology and system analysis. In: D. E. Reichle (ed.) *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*. Ecological Studies, **1**, 173—198, Springer, Berlin — Heidelberg — New York, 1970.
- French C. S.*, *Young V. M. K.*, The absorption, action, and fluorescence spectra of photosynthetic pigments in living cells and in solutions. *Radiation Biology*, **3**, 343—391 (1956).
- Frey-Wyssling A.*, Stoffwechsel der Pflanzen. Büchergilde Gutenberg, Zürich, 2. Aufl., 1949.
- Fritts H. C.*, *Blasing T. J.*, *Hayden B. P.*, *Kutzbach J. E.*, Multivariate techniques for specifying tree-growth and climate relationships and for reconstruction anomalies in paleoclimate. *J. Applied Met.*, **10**, 845—864 (1971).
- Gaastra P.*, Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Med. Landbouwhogeschool Wageningen*, **59**, 1—68 (1959).
- Gabrielsen E. K.*, Effect of different chlorophyll concentration on photosynthesis in foliage leaves. *Physiol. Plant.*, **1**, 5—37 (1948).
- Gamper A.*, Dissertation Padua-Innsbruck, 1976.
- * *Garber K.*, Luftverunreinigung und ihre Wirkungen. Gebr. Borntraeger, Berlin, 1967.
- Gates D.*, The physical environment as affected by radiation. *Proc. Semicent. Celebr. Univ. of Michigan*, 31—52, 1959.
- * *Gates M.*, Energy, plants and ecology. *Ecology*, **46**, 1—14, (1965).
- Gäumann E.*, Der Stoffhaushalt der Buche (*Fagus sylvatica*) im Laufe eines Jahres. *Ber. schweiz. bot. Ges.*, **44**, 157—334 (1935).
- Geiger R.*, Das Klima der bodennahen Luftschicht. F. Vieweg & Sohn, Braunschweig, 4. Aufl., 1961.
- Geiger R.*, Die Atmosphäre der Erde. Karte 1: Jährliche Sonnenstrahlung; Karte 5: Jährlicher Niederschlag; Karte 6: Jährliche wirkliche Verdunstung. Perthes, Darmstadt, 1965.
- Gentry A. H.*, Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, **6**, 64—68 (1974).
- Gessner F.*, Hydrobotanik, Bd. I: Energiehaushalt. VEB Deutscher Verlag d. Wiss., Berlin, 1955.
- Gessner F.*, Die Binnengewässer. In: W. Ruhland (ed.), *Handbuch der Pflanzenphysiologie IV*, 179—232, Springer, Berlin — Göttingen — Heidelberg, 1958.
- Gessner F.*, Hydrobotanik, Bd. II: Stoffhaushalt. VEB Deutscher Verlag d. Wiss., Berlin, 1959.
- Geurten J.*, Untersuchungen über den Gaswechsel von Baumrinden. *Forstw. Cbl.*, **69**, 704—743 (1950).
- Gloser J.*, The dependence of CO₂-exchange on density of irradiation, temperature and water saturation deficit in *Stipa* and *Bromus*. *Photosynthetica*, **1**, 171—178 (1967).
- Горышина Т. К.*, Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Изд.-во ЛГУ, 1969.
- Горышина Т. К.*, Recherches écophysiologicals sur les plantes éphéméroïdes printanières dans les chenaies de la zone forêt-steppe de la Russie centrale. *Oecol. Plant.*, **7**, 241—258 (1972).
- Горышина Т. К.*, *Мигина М. Б.* Фотосинтез дубравных растений как физиологическая основа их продуктивности. В сб.: Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве, Изд.-во ЛГУ, 1974.
- Grädmann H.*, Untersuchungen über die Wasserverhältnisse des Bodens als Grundlage des Pflanzenwachstums. *Jb. wiss. Bot.*, **69**, 1—100 (1928).
- Grieve B. J.*, *Hellmuth E. O.*, Eco-physiological studies of Western Australian plants. *Proc. Ecol. Soc. Austral.*, **3**, 46—54 (1968).

- Grin A. M., Wasserhaushalt der russischen Ebene. Umschau, 71 (17), 551—554 (1972).
- * Guderian R., Reaktionen von Pflanzengemeinschaften des Feldfutterbaues auf Schwefeldioxydeinwirkungen. Schriftenreihe d. Landesanstalt f. Immissions- und Bodennutzungsschutz Nordrhein-Westfalen, Essen, 4, 80—100 (1967).
- Härtel O., Physiologische Studien an Hymenophyllaceen. II. Wasserhaushalt und Resistenz. Protoplasma, 34, 489—514 (1940).
- Halbwachs G., Physiologische Probleme der Vegetationsschädigung durch gasförmige Immissionen. Ber. Dt. Bot. Ges., 84, 507—514 (1971).
- Harrasser J., Die Kälteresistenz des Bergahorns (*Acer pseudoplatanus* L.). Diss., Innsbruck, 1969.
- Heilmuth E. O., Eco-physiological studies on plants in arid and semi-arid regions in Western Australia. III. Comparative studies on photosynthesis, respiration and water relations of ten arid zone and two semi-arid zone plants under winter and late summer climatic conditions. J. Ecol., 59, 225—259 (1971).
- Hesketh J., Baker D., Light and carbon assimilation by plant communities. Crop Sci., 7, 285—293 (1967).
- Hess D., Pflanzenphysiologie (UTB 15). E. Ulmer, Stuttgart, 2. Aufl., 1972.
- Hew Ch.-S., Krotkov G., Calvin D. T., Determination of the rate of CO₂-evolution by green leaves in light. Plant Physiol., 44, 662—670 (1969).
- Hiroi T., Monsi M., Dry matter economy of *Helianthus annuus* communities grown at varying densities on light intensities. J. Fac. Sci., Tokyo, 9, 241—285 (1966).
- Höfler K., Ein Schema für die osmotische Leistung der Pflanzenzelle. Ber. Dt. Bot. Ges., 38, 288—298 (1920).
- Höfler K., Über die Austrocknungsfähigkeit des Protoplasmas. Ber. Dt. Bot. Ges., 60 (94)—(10), 1942.
- Höfler K., Über Trocknhärtung des Protoplasmas. Ber. Dt. Bot. Ges., 63, 3—10 (1950).
- Höfler K., Migsch H., Rottenburg W., Über die Austrocknungsresistenz landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Forschungsdienst, 12, 50—61 (1941).
- Hoffmann G., Wachstumsrhythmus der Wurzeln und Sprossachsen von Forstgehölzen. Flora, 161, 303—319 (1972).
- Horak O., Kinzel H., Typen des Mineralstoffwechsels bei den höheren Pflanzen. Österr. Bot. Z., 119, 475—495 (1971).
- * Hsiao T. C., Plant responses to water stress. Ann. Rev. Plant Physiol., 24, 519—570 (1973).
- Huber B., Die Saftströme der Pflanzen. Springer, Berlin — Göttingen — Heidelberg, 1956.
- Ильин В. С., Über die Austrocknungsfähigkeit des lebenden Protoplasmas der vegetativen Pflanzenzellen. Jb. wiss. Bot., 66, 947—964 (1927).
- Ильин В. С., Über die Ursache der Resistenz von Pflanzenzellen gegen Austrocknung. Protoplasma, 10, 379—414 (1930).
- Iwaki H., Midorikawa B., Principles for estimating root production in herbaceous perennials. В сб.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы, под ред. М. С. Гилярова, В. А. Ковды, Л. Н. Новичковой-Ивановой, Л. Е. Родина, В. М. Свешниковой, 72—78, 1968.
- Kainmüller Ch., Die Temperaturresistenz von Hochgebirgspflanzen. Diss., Innsbruck, 1974.
- Кайрюкшис Л. А. Рациональное использование солнечной энергии как фактор повышения продуктивности листовенно-еловых насаждений. В сб.: Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса, под ред. Ю. Л. Целыникер, 151—166, изд-во «Наука», М., 1967.
- * Kalle K., Das Meerwasser als Mineralstoffquelle der Pflanze. In: W. Ruhland (ed.), Handbuch der Pflanzenphysiologie IV, 170—178, Springer, Berlin — Göttingen — Heidelberg, 1958.
- Kallio P., Heinonen S., Influence of short term low temperature on net photosynthesis in some subarctic lichens. Rep. Kevo Subarctic Res. Sta., 8, 63—72, 1971.

- Kallo P., Kevo S.*, In: Rosswall, T., Heal O. W. (eds): Structure and Function of Tundra Ecosystems. Ecol. Bull. (Stockholm), 20, 193—223 (1975).
- Kausch W.*, Saugkraft und Wassernachleitung im Boden als physiologische Faktoren, unter besonderer Berücksichtigung des Tensiometers. *Planta*, 45, 217—265 (1955).
- Keck R. W., Boyer J. S.*, Chloroplast response to low leaf water potentials. III. Differing inhibition of electron transport and photophosphorylation. *Plant Physiol.*, 53, 474—479 (1974).
- * *Keller R.*, Wasserbilanz der Bundesrepublik Deutschland. *Umschau*, 71 (3), 73—78 (1971).
- Keller Th.*, Der Einfluß der Stickstoffernährung auf den Gaswechsel der Fichte. *Allg. Forst. Jgd. Ztg.*, 142 (4), 1971a.
- * *Keller Th.*, Auswirkungen der Luftverunreinigungen auf die Vegetation. *Ber. Eidg. Anst. f. forstl. Versuchswesen, Birmensdorf*, Nr. 67, 1971b.
- Keller Th.*, The use of peroxidase activity for monitoring and mapping air pollution areas. *Eur. J. Forest Path.*, 4, 11—19 (1974).
- Keller Th.*, Zur Phytotoxizität von Fluorimmissionen für Holzarten. *Mitt. Eidg. Anst. Forstl. Versw.*, 51, 305—331 (1975).
- Kiendl J.*, Zum Wasserhaushalt des *Phragmitetum communis* und des *Glycerietum aquaticae*. *Ber. Dt. Bot. Ges.*, 66, 246—263 (1953).
- Kimura M.*, Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. VII. Analysis of production processes of a young *Abies* stand based on the carbohydrate economy. *Bot. Mag., Tokyo*, 82, 6—19 (1969).
- Kinzel H.*, Ansätze zu einer vergleichenden Physiologie des Mineralstoffwechsels und ihre ökologischen Konsequenzen. *Ber. Dt. Bot. Ges.*, 82, 143—153 (1969).
- Kira T., Owaga H., Yoda K., Ogino K.*, Primary production by a tropical rain forest of southern Thailand. *Bot. Mag., Tokyo*, 77, 428—429 (1964).
- * *Kira T., Shidei T.*, Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. *Jap. J. Ecology*, 17, 70—87 (1967).
- Kira T., Shinozaki K., Hozumi K.*, Structure of forest canopies as related to their primary productivity. *Plant and Cell Physiol.*, 10, 129—142 (1969).
- Кислюк И. М.* Исследование повреждающего действия охлаждения на клетки листьев растений, чувствительных к холоду. Цитологические основы приспособления растений к факторам среды: изд-во «Наука», М.—Л., 1964.
- Кислюк И. М., Александров В. Я., Денько Е. И.* и др., XII. Межд. Ботан. Конгресс, Л., 1975.
- Kluge M.*, Der CO₂-Austausch der Sukkulente: Biochemische Grundlagen einer ökologischen Anpassung. *Ber. Dt. Bot. Ges.*, 84, 417—424 (1971).
- Kluge M., Fischer K.*, Über Zusammenhänge zwischen dem CO₂-Austausch und der Abgabe von Wasserdampf durch *Briophillum daigremontianum* Berg. *Planta*, 77, 212—223 (1967).
- Knapp G., Knapp R.*, Über Goldhafer-Wiesen (*Trisetum falvescentis*) im nördlichen Vorarlberg und im Oberallgäu. *Landw. Jb. Bayern*, 29, 239—256 (1952).
- Knapp R.*, Experimentelle Soziologie und gegenseitige Beeinflussung der Pflanzen. E. Ulmer, Stuttgart, 1967.
- Koch W.*, Untersuchungen über die Wirkung von CO₂ auf die Photosynthese einiger Holzgewächse unter Laboratoriumsbedingungen. *Flora*, B 158, 402—428 (1969).
- Kohler A.*, Zur Ökologie submerser Gefäß-Makrophyten in Fließgewässern. *Ber. Dt. Bot. Ges.*, 84, 713—720 (1971).
- Кокина С. И.* Проблемы растениеводства и освоения пустынь, 4, 99—196, Л., 1935.
- Kol E.*, Kryobiologie, I. Kryovegetation. Schweizerbart, Stuttgart, 1968.
- Körner Ch.*, Dissertation, Innsbruck, 1976.
- * *Kramer P. J.*, Plant and Soil Water Relationship. McGraw-Hill, New York — Toronto — London, 1949.
- * *Kramer P. J.*, Thermoperiodism in Trees. In: V. Thimann (ed.): The Physiology of Forest Trees. Ronald Press Co., New York, 1958.

- Красавцев О. А. Закаливание древесных растений к морозу. В сб.: «Физиология устойчивости растений», 229, Изд-во АН СССР, 1960.
- Красавцев О. А., Über Gefriervorgänge bei pflanzlichen Geweben. Dt. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin, Tagungsber., 100, 23—34 (1968).
- * Kreeb K., Die ökologische Bedeutung der Bodenversalzung. *Angew. Bot.*, 39, 1—15 (1965).
- * Kreeb K., Ökophysiologie der Pflanzen. VEB G. Fischer, Jena 1974.
- Krüssmann G., Taschenbuch der Gehölzverwendung. P. Parey, Berlin — Hamburg, 2. Aufl., 1970.
- Künz M., Dissertation, Padua — Innsbruck, 1975.
- Kwakwa R. S., The effects of temperature and day-length on growth and flowering in woody plants. M. Sc. Thesis, Univ. of Ghana. Zitiert bei Longman K. A. und Jenik J., 1964.
- Kyriakopoulos E., Larcher W., Saugspannungsdiagramm für austrocknende Blätter von *Quercus ilex* L. *Ztsch. Pflanzenphysiol.*, 77, 268—271 (1976).
- Laatsch W., Dynamik der mitteleuropäischen Mineralböden. Steinkopf, Dresden, 1954.
- * Laatsch W. M., The C₄ Syndrome: A structural analysis. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 25, 27—52 (1974).
- Ladifoged K., Transpiration of forest trees in closed stands. *Physiol. Plant.*, 16, 378—414 (1963).
- Lang A. R. G., Klepper B., Cumming M. J., Leaf water balance during oscillation of stomatal aperture. *Plant Physiol.*, 44, 826—830 (1969).
- Lange O. L., Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. *Flora* 140, 39—97 (1953).
- Lange O. L., Untersuchungen über den Wärmehaushalt und Hitzeresistenz mauretanischer Wüsten- und Savannenpflanzen. *Flora*, 147, 595—651 (1959).
- Lange O. L., Die Photosynthese der Flechten bei tiefen Temperaturen nach Frostperioden. *Ber. Dt. Bot. Ges.*, 75, 351—352 (1962).
- Lange O. L., Der CO₂-Gaswechsel von Flechten bei tiefen Temperaturen. *Planta*, 64, 1—19 (1965).
- Lange O. L., Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. I. CO₂-Gaswechsel von *Ramalina maciformis* (Del.) Bory unter kontrollierten Bedingungen im Laboratorium. *Flora*, Abt. B, 158, 324—359 (1969).
- Lange O. L., Schulze E. D., Koch W., Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. II. CO₂-Gaswechsel und Wasserhaushalt von *Ramalina maciformis* (Del.) Bory am natürlichen Standort während der sommerlichen Trockenperiode. *Flora*, 159, 38—62 (1970).
- Larcher W., Die Kälteresistenz mediterraner Immergrünen und ihre Beeinflussbarkeit. *Planta*, 44, 607—638 (1954).
- Larcher W., Jahresgang des Assimilations- und Respirationsvermögens von *Olea europaea* L. ssp. *sativa* Hoff. et Link., *Quercus ilex* L. und *Quercus pubescens* Willd. aus dem nördlichen Gardaseegebiet. *Planta*, 56, 575—606 (1961).
- Larcher W., Die Eignung abgeschnittener Zweige und Blätter zur Bestimmung des Assimilationsvermögens. *Planta*, 60, 1—18 (1963a).
- Larcher W., Zur Frage des Zusammenhanges zwischen Austrocknungsresistenz und Frosthärte bei Immergrünen. *Protoplasma*, 57, 569—587 (1963b).
- Larcher W., Klima und Pflanzenleben in Arco. Kulturelle Veröffentlichung. d. Kurverwaltung Arco II. Temi, Trient, 1964.
- * Larcher W., The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. *Photosynthetica*, 3, 167—198 (1969a).
- Larcher W., Die Bedeutung des Faktors «Zeit» für die photosynthetische Stoffproduktion. *Ber. Dt. Bot. Ges.*, 82, 71—80 (1969b).
- Larcher W., Kälteresistenz und Überwinterungsvermögen mediterraner Holzpflanzen. *Oecol. Plant.*, 5, 267—286 (1970).
- Larcher W., Der Wasserhaushalt immergrüner Holzpflanzen im Winter. *Ber. Dt. Bot. Ges.*, 86, 85, 315—327 (1972).

- * *Larcher W.*, Limiting temperatures for life functions in plants. In: H. Precht, J. Christophersen, H. Hensel, W. Larcher (eds), *Temperature and Life*, Springer, Berlin — Heidelberg — New York, 2. Aufl., 1973.
- Larcher W.*, Bericht über das IBP-Projekt «Zwergstrauchheide Patscherkofel». Sitzungsber. Öst. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. Im Druck, 1977.
- Larcher W., Cernusca A., Schmidt L.*, Stoffproduktion und Energiebilanz in Zwergstrauchbeständen auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. In: H. Ellenberg (ed.), *Ökosystemforschung*, 175—194, Springer, Berlin — Heidelberg — New York, 1973.
- Larcher W., Mair B.*, Das Kälteresistenzverhalten von *Quercus pubescens*, *Ostrya carpinifolia* und *Fraxinus ornus* auf drei thermisch unterschiedlichen Standorten. *Oecol. Plant.*, 3, 255—270 (1968).
- Larcher W., Mair B.*, Die Temperaturresistenz als ökophysiologisches Konstitutionsmerkmal. I. *Quercus ilex* und andere Eichenarten des Mittelmeergebietes. *Oecol. Plant.*, 4, 347—376 (1969).
- * *Lauscher F.*, Methoden zur Weltklimatologie der Hydrometeore. Der Anteil des festen Niederschlags am Gesamtniederschlag. *Arch. Met. Geoph. Biokl. B* 24, 129—176 (1976).
- * *Levitt J.*, *The Hardiness of Plants*. Academic Press, New York, 1956.
- * *Levitt J.*, Frost, Drought, and Heat resistance. *Protoplasmatologia VIII*, 6, Springer, Wien, 1958.
- Lieth H.*, Phenology in productivity studies. In: D. E. Reichle (ed.), *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*. *Ecol. Studies* 1, 29—46, Springer, Berlin — Heidelberg — New York, 1970.
- * *Lieth H.*, Über die Primärproduktion der Pflanzendecke der Erde. *Angew. Bot.*, 46, 1—37 (1972).
- Lieth H., Whittaker R. H.*, Primary Productivity of the Biosphere. *Ecological Studies*, 14, Springer, Berlin — Heidelberg — New York, 1975.
- Likens G. E., Bormann F. H., Pierce R. S., Fisher D. W.*, Nutrient-hydrologic cycle interaction in small forested watershed-ecosystems. In: P. Duvigneaud (ed.), *Productivity of Forest Ecosystems*. UNESCO, Paris, 1971, 553—563 (1971).
- * *Longman K. A., Jenik J.*, *Tropical forest and environment*. Longman Ltd., London, 1974.
- Lorenzen H.*, *Physiologische Morphologie der Pflanzen (UTB 65)*. E. Ulmer, Stuttgart, 1972.
- Ludlow M. M., Wilson G. L.*, Photosynthesis of tropical pasture plants. I. Illuminance, carbon dioxide concentration, leaf temperature, and leaf — air vapour pressure difference. *Austr. J. biol. Sci.*, 24, 449—470 (1971).
- Ludlow M. M., Wilson G. L.*, Photosynthesis of tropical pasture plants. II. Temperature and illuminance. *Austr. J. biol. Sci.*, 24, 1065—1075 (1971).
- Ludlow M. M., Wilson G. L.*, Photosynthesis of tropical pasture plants. III. Leaf age. *Austr. J. biol. Sci.*, 24, 1077—1087 (1971).
- Mahlknecht A.*, Dissertation, Padua — Innsbruck, 1976.
- Mair B.*, Frosthärtegradienten entlang der Knospenfolge auf Eschentrieben. *Planta*, 82, 164—169 (1968).
- Малкина И. С., Цельникер Ю. Л., Якшина А. М.*, Фотосинтез и дыхание подраста, изд-во «Наука», М., 1970.
- * *Marcella A.*, Il tempo e la stagione in fenologia. *N. Giorn. Bot. Ital.*, N. S., 66, 929—1034 (1959).
- Mar-Möller C., Müller D., Nielsen J.*, Graphic presentation of dry matter production of European beech. *Det. forstl. Forsøgsv. i Danmark*, 21, 327—335 (1954).
- Matsuda M., Baumgartner A.*, Ökosystematische Simulation des Nutzeffektes der Sonnenenergie für Wälder. *Forstw. Cbl.*, 94, 89—104 (1975).
- Meidner H., Mansfield T. A.*, *Physiology of Stomata*. McGraw-Hill, London, 1966.
- Mengel K.*, Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. VEB G. Fischer, Jena 3. Aufl., 1968.

- Messeri A., Ritmi climatici e ritmi vegetativi. N. Giorn. Bot. Ital., N. S., 58, 535—549 (1951).
- Muller R., Rüsck J., Zur Frage der Kohlensäureversorgung des Waldes. Forstwiss. Cbl., 79, 42—62 (1960).
- * Mitscherlich G., Wald, Wachstum und Umwelt. 2. Bd.: Waldklima und Wasserhaushalt. Sauerländer, Frankfurt/Main, 1971.
- * Молчанов А. А. Cycles of atmospheric precipitation in different types of forests of natural zones of the USSR. In: P. Duvigneaud (ed.): Productivity of Forest Ecosystems. UNESCO, Paris, 1971, 49—68 (1971).
- Monsi M., Saeki T., Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. J. Bot., 14, 22—52 (1953).
- Mooney H. A., West M., Photosynthetic acclimation of plants of diverse origin. Amer. J. Bot., 51, 825—827 (1964).
- * Mooney H. A., The carbon balance of plants. Ann. Review of Ecol. and Syst., 3, 315—346 (1972).
- Monteith J. L., Light distribution and photosynthesis in field crops. Ann. of Botany, 29, 17—37 (1965).
- * Müller D., Kreislauf des Kohlenstoffs. In: W. Ruhland (ed.), Handbuch der Pflanzenphysiologie XII/2, 934—948, Springer, Berlin — Göttingen — Heidelberg, 1960.
- Müller H., Dissertation Padua — Innsbruck, 1976.
- Müller E., Loeffler W., Mykologie. G. Thieme, Stuttgart, 2. Aufl., 1971.
- Müller-Stoll W. R., Ökologische Untersuchungen an Xerothermpflanzen des Kraichgaus. Z. Bot., 29, 161—253 (1935).
- Negisi K., Photosynthesis, respiration and growth in 1 year old seedlings of *Pinus densiflora*, *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa*. Bull. Tokyo Univ. For., 62, 1—115 (1966).
- Neuwirth G., Der CO₂-Stoffwechsel einiger Koniferen während des Knospenaustriebes. Biol. Zentralbl., 78, 560—584 (1959).
- Odum E. P., Fundamentals of Ecology. 2. Aufl. Saunders Comp., Philadelphia — London, 1959.
- Odum H. T., Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. Ecol. Monogr., 27, 55—112 (1957).
- * Odum H. T., Pigeon R. F., A Tropical Rain Forest. U. S. Atomic Energy Comm., Oak Ridge, 1970.
- Oppenheimer H. R., Zur Kenntnis der hochsommerlichen Wasserbilanz mediterraner Gehölze. Ber. Dt. Bot. Ges., 50a, 185—243 (1932).
- O'Toole C. J., Crookston R. K., Treharne K. J., Ozbun J. L., Mesophyll resistance and carboxylase activity. Plant Physiol., 57, 465—468 (1976).
- Parker J., Drought resistance of roots of white ash, sugar maple, and red oak. Ne. Forest Exp. Sta. Upper Darby, Pa., US-Forest Serv. Res. Paper NE-94, 1968.
- Pisek A., Versuche zur Frostresistenzprüfung von Rinde, Winterknospen und Blüten einiger Arten von Obstgehölzen. Gartenbauwiss., 23, 54—74 (1958).
- Pisek A., Berger E., Kutikuläre Transpiration und Trockenresistenz isolierter Blätter und Sprosse. Planta, 28, 124—155 (1938).
- Pisek A., Cartellieri E., Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. I. Sonnenpflanzen. Jb. wiss. Bot., 75, 195—251 (1931).
- Pisek A., Cartellieri E., Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. II. Schattenpflanzen. Jb. wiss. Bot., 75, 643—678 (1932).
- Pisek A., Cartellieri E., Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. III. Alpine Zwergsträucher. Jb. wiss. Bot., 79, 131—190 (1933).
- * Pisek A., Cartellieri E., Der Wasserverbrauch einiger Pflanzenvereine. Jb. wiss. Bot., 90, 256—291 (1941).
- Pisek A., Kemnitz R., Der Einfluß von Frost auf die Photosynthese der Weißtanne (*Abies alba* Mill.), Flora, Abt. B, 157, 314—326 (1968).
- Pisek A., Knapp H., Ditterstorfer J., Maximale Öffnungsweite und Bau der Stomata, mit Angaben über ihre Größe und Zahl. Flora, 159, 459—479 (1970).

- Pisek A., Schiessl R.*, Die Temperaturbeeinflussbarkeit der Frosthärte von Nadelhölzern und Zwergsträuchern an der alpinen Waldgrenze. Ber. naturwiss.-med. Ver. Innsbruck, 47, 33—52 (1947).
- Pisek A., Tranquillini W.*, Transpiration und Wasserhaushalt der Fichte (*Picea excelsa*) bei zunehmender Luft- und Bodentrockenheit. *Physiol. Plant.*, 4, 1—27 (1951).
- Pisek A., Winkler E.*, Die Schließbewegung der Stomata bei ökologisch verschiedenen Pflanzentypen in Abhängigkeit vom Wassersättigungszustand der Blätter und vom Licht. *Planta*, 42, 253—278 (1953).
- Pisek A., Winkler E.*, Wassersättigungsdefizit, Spaltenbewegung und Photosynthese. *Protoplasma*, 46, 597—611 (1956).
- Pisek A., Winkler E.*, Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* Link.) in verschiedener Höhenlage und der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. *Planta*, 51, 518—543 (1958).
- Pisek A., Winkler E.*, Licht- und Temperaturabhängigkeit der CO₂-Assimilation von Fichte, Zirbe und Sonnenblume. *Planta*, 53, 532—550 (1959).
- * *Polster H.*, Die physiologischen Grundlagen der Stofferzeugung im Walde. Bayer. Landwirtschaftsverlag, München, 1950.
- * *Polster H.*, Wasserhaushalt. In: H. Lyr, H. Polster, H. J. Fiedler, Gehölzphysiologie. VEB G. Fischer, Jena, 1967.
- Polster H., Fuchs S.*, Winterassimilation und -Atmung der Kiefer (*Pinus silvestris* L.) im mitteldeutschen Binnenlandklima. *Arch. Forstwesen*, 12, 1011—1024 (1963).
- Polster H., Neuwirth G.*, Assimilationsökologische Studien an einem fünfjährigen Pappelbestand. *Arch. Forstwesen*, 7, 749—785 (1958).
- Пономорова М. М.* Влияние концентрации углекислоты на интенсивность фотосинтеза. *Экспер. Бот.*, серия IV, вып. 14, Изд-во АН СССР, М. — Л. (1960).
- Raeuber A., Meini G., Engel K. H.*, Über die Beziehungen zwischen einigen meteorologischen Elementen und dem Wachstum von Kulturpflanzen. *Wiss. Z. Univ. Leipzig*, 17, 295—301 (1968).
- Ranft H., Dassler H. G.*, Rauchhärtesten an Gehölzen im SO₂-Kabinenversuch. *Flora*, 159, 573—588 (1970).
- Rapp M.*, Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans deux écosystèmes méditerranéens: La forêt de *Quercus ilex* L. et al garrigue de *Quercus coccifera* L. *Oecol. Plant.*, 4, 377—410 (1969).
- * *Rapp M.*, Cycle de la matière organique et des éléments minéraux dans quelques écosystèmes méditerranéens. *Edit. C.N.R.S.*, 40, 19—184, Paris, 1971.
- Raschke K.*, Über die physikalischen Beziehungen zwischen Wärmeübergangszahl, Strahlungsaustausch, Temperatur und Transpiration eines Blattes. *Planta*, 48, 200—239 (1956).
- Rehder H.*, Zur Ökologie, insbesondere Stickstoffversorgung, subalpiner und alpiner Pflanzengesellschaften im Naturschutzgebiet Schachen (Wettersteingebirge). *Diss. Bot.* 6, J. Cramer, Lehre, 1970.
- Retter W.*, Untersuchungen zur Assimilationsökologie und Temperaturresistenz des Buchenlaubes. *Diss.*, Innsbruck, 1965.
- Richter H., Halbwegs G., Holzner W.*, Saugspannungsmessungen in der Krone eines Mammutbaumes (*Sequoiadendron giganteum*). *Flora*, 161, 401—420 (1972).
- Рихтер Г. Д., Петрова Л. А.* Схема распространения снежного покрова на поверхности суши земного шара. География снежного покрова, Изд-во АН СССР, М., 1960.
- Родик Л. Я., Базилевич Н. И.* Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности, изд-во «Наука», М. — Л., 1965.
- * *Родик Л. Я., Базилевич Н. И.* Production and Mineral Cycling in Terrestrial Vegetation. Oliver & Boyd, Edinburgh — London, 1967.
- Rook D. A.*, The influence of growing temperature on photosynthesis and respiration of *Pinus radiata* seedlings. *New Zealand J. Bot.*, 7, 43—55 (1969).
- Росс Ю., Бихеле Э.* Расчет фотосинтеза растительного покрова I. В сб.: Фотосинтез и продуктивность растительного покрова, Изд-во АН, Тарту, 1968.

- Rosswall T., Flower-Ellis J. G. K., Johansson L. G., Jonsson S., Ryden B. E., Sonesson M., Stordalen (Abisko), Sweden. In: Rosswall T., Heal O. W. (eds): Structure and Function of Tundra Ecosystems. Ecol. Bull. (Stockholm), 20, 264—294 (1975).
- Rouschal E., Zum Wärmehaushalt der Macchienpflanzen. Österr. Bot. Z., 87, 42—50 (1938).
- * Rousset L., Phytologie forestière. Masson, Paris 1972.
- * Rutter A. I., Water consumption by forests. In: T. T. Kozlowski, Water Deficit and Plant Growth, Vol. II, 23—84, Academic Press, New York—London, 1968.
- Rychnovská M., A contribution to the ecology of the genus *Stipa*—II. Water relations of plants and habitat on the hill of Krizova hora near the town of Moravský Krumlov. Preslia, 37, 42—52 (1965).
- Rychnovská M., Kuet J., Gloser J., Jakrlouá J., Plant water relation in three zones of grassland. Acta Sci. Nat. Acad. Sci. Bohemoslovaceae Brno, VI (5), 1972.
- Rychnovská M., Ulehová B., Autökologische Studie der tschechoslowakischen *Stipa*-Arten. Vegetace CSSR, A 8, Academia-Vlg, Prag, 1975.
- Salisbury E. I., The oak-hornbeam woods of Hertfordshire. J. Ecol., 4, 83—117 (1916).
- * Sauberer F., Härtel O., Pflanze und Strahlung. Akad. Verlagsgesellschaft, Leipzig, 1959.
- Scheffer F., Der organisch gebundene Stickstoff des Bodens. In: W. Ruhland (ed.), Handbuch der Pflanzenphysiologie VIII, 179—200, Springer, Berlin—Göttingen—Heidelberg, 1958.
- * Schnelle F., Pflanzenphänologie. Akad. Verlagsgesellschaft, Leipzig, 1955.
- Schnock G., Le bilan de l'eau dans l'écosystème forêt. Application à une chênaie mélangée de haute Belgique. In: P. Duvigneaud (ed.): Productivity of forest ecosystems. UNESCO, Paris, 1971, 41—42 (1971).
- Schnock G., Contenu en eau d'une phytocénose et bilan hydrique de l'écosystème: Chênaie de Virelles. Oecol. Plant., 7, 205—226 (1972).
- Schölm H. E., Untersuchungen zur Hitze- und Frostresistenz einheimischer Süßwassergerallen. Protoplasma, 65, 97—118 (1968).
- Scholander P. F., Hammel H. T., Bradstreet E. D., Hemmingsen E. A., Sap pressure in vascular plants. Science, 148, 339—346 (1965).
- Schroeder D., Bodenkunde in Stichworten. F. Hirt, Kiel, 1969.
- Schulze E. D., Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. Flora, 159, 177—232 (1970).
- Schulze E. D., Lange O. L., Koch W., Ökophysiologische Untersuchungen an Wild- und Kulturpflanzen der Negev-Wüste. III. Tagesverläufe der Nettphotosynthese und Transpiration am Ende der Trockenzeit. Oecologia, 9, 317—340 (1972).
- Schulze R., Strahlenklima der Erde. Steinkopff, Darmstadt, 1970.
- Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений при повышенной температуре, изд-во «Наука», Л., 1974.
- * Sesták Z., Catský J., Jarvis P. G., Plant Photosynthetic Production. Manual of Methods. W. Junk, Den Haag, 1971.
- Siegelman H. W., Buller W. L., Properties of phytochrome. Ann. Rev. Plant Physiol., 16, 383—392 (1965).
- * Slatyer R. O., Plant-Water Relationships. Academic Press, London—New York, 1967.
- Slavik B., Methods in studying plant water relations. Ecol. Studies, 9. Springer, Berlin—Heidelberg—New York, 1974.
- Slavikova J., Die maximale Wurzelsaugkraft als ökologischer Faktor. Preslia, 37, 419—428 (1965).
- * Smith P. F., Mineral analysis of plant tissues. Ann. Rev. Plant Physiol., 13, 81—108 (1962).
- Stalfelt M. G., Der Gasaustausch der Moose. Planta 27, 30—60 (1937).
- * Stanhill G., The water flux in temperate forests: Precipitation and evapotranspiration. In: D. E. Reichle (ed.), Analysis of Temperate Forest Ecosystems. Ecological Studies, 1, 247—256, Springer, Berlin—Heidelberg—New York, 1970.

- Steubing L., Dapper H.*, Der Kreislauf des Chlorids im Meso-Ökosystem einer binnenländischen Salzwiese. *Ber. Dt. Bot. Ges.*, **77**, 71—74 (1964).
- Stocker O.*, Experimentelle Ökologie der Pflanzen. In: C. Oppenheimer, L. Pincussen (eds), *Tabulae Biologicae*, V, 510—686, W. Junk, Berlin, 1929.
- * *Stocker O.*, Die Abhängigkeit der Transpiration von den Umweltfaktoren. In: W. Ruhland (ed.), *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, III, 436—488, Springer, Berlin — Göttingen — Heidelberg, 1956.
- Stocker O.*, Der Wasser- und Photosynthese-Haushalt von Wüstenpflanzen der mauretanischen Sahara. I. Regen grüne und immergrüne Bäume, *Flora*, **159**, 539—572 (1970).
- Stocker O.*, Der Wasser- und Photosynthesehaushalt von Wüstenpflanzen der mauretanischen Sahara. II. Wechselgrüne, Rutenzweig- und stammsucculente Bäume. *Flora*, **160**, 445—494 (1971).
- * *Stocker O.*, Der Wasser- und Photosynthese-Haushalt von Wüstenpflanzen der mauretanischen Sahara. III. Kleinsträucher, Stauden und Gräser. *Flora*, **161**, 46—110 (1972).
- Stocker O.*, Der Wasser- und Photosynthesehaushalt von Wüstenpflanzen der süd-algerischen Sahara. III. Jahresgang und Konstitutionstypen. *Flora*, **163**, 480—529 (1974).
- Stoy V.*, Photosynthesis, respiration and carbohydrate accumulation in spring wheat in relation to yield. *Physiol. Plant.*, **4**, 1—125 (1965).
- Stoy V.*, Funktion von Blatt, Halm und Ähre bei der Ertragsbildung von Getreide. *Ber. Arbeitstagung Gumpenstein 1966*, 29—49, 1966.
- Сукачев В. Н.* Дендрология с основами лесной геоботаники. Гослестехиздат, Л., 1934.
- Sullivan C. J., Levitt J.*, Drought tolerance and avoidance in two species of oak. *Physiol. Plant.*, **12**, 299—305 (1959).
- Szarek S. R., Ting I. P.*, Photosynthetic efficiency of CAM plants in relation to C3 and C4 plants. In: R. Marcelle (ed.) *Environmental and Biological Control of Photosynthesis*, 289—297. W. Junk, Den Haag, 1975.
- Tait R. V.*, Meeresökologie. G. Thieme, Stuttgart, 1971.
- * *Talling J. F.*, Generalized and specialized features of phytoplankton as a form of photosynthetic cover. In: *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity*. Proc. IBP/PP. Techn. Meeting Trebon, 1969, 431—445, Centre Agr. Publ. Doc. Wageningen, 1970.
- Thomaser W.*, Kaloriengehalt verschiedener Organe mediterraner Hartlaubpflanzen und Vorkommen von Stärke und Fett im Jahresablauf. Thesis, Padua — Innsbruck, 1975.
- Thompson P. A.*, Germination of Caryophyllaceae at low temperatures in relation to geographical distribution. *Nature*, **217**, 1156—1157 (1968).
- Thompson P. A.*, Germination of species of Caryophyllaceae in relation to their geographical distribution in Europe. *Ann. Bot.*, **34**, 427—449 (1970).
- Tieszen L. L., Wieland N. K.*, Physiological ecology of arctic and alpine photosynthesis and respiration. In: Vernberg F. J.: *Physiological Adaptation to the Environment*. Intext Educ. Publ. New York, 1975, 157—200 (1975).
- Тихомиров Б. А.* Очерки по биологии растений Арктики, Изд-во АН СССР, М. — Л., 1963.
- Till O.*, Über die Frosthärte von Pflanzen sommergrüner Laubwälder. *Flora*, **143**, 499—542 (1956).
- Tinus R. W.* Response of ponderosa pine and blue spruce to day and night temperature. *Contr. No. 176, Congr. A.A.P.P.*, 1973.
- * *Tischler W.* Agrarökologie. VEB G. Fischer, Jena, 1965.
- Totsuka T.*, Theoretical analysis of the relationship between water supply and dry matter production of plant communities. *Fac. Sci. Univ. Tokyo*, **8**, 341—375 (1963).
- Tranquillini W.*, Die Stoffproduktion der Zirbe an der Waldgrenze während eines Jahres. 2. Zuwachs und CO₂-Bilanz. *Planta*, **54**, 130—151 (1959).
- Tranquillini W., Schütz W.*, Über die Rindenatmung einiger Bäume an der Waldgrenze. *Cbl. f. d. gesamte Forstwesen*, **87**, 42—60 (1970).

- Tranquillini W., Unterholzner R.*, Dürresistenz und Anpflanzungserfolg in Junglä-
rchen verschiedenen Entwicklungszustandes. Cbl. f. d. gesamte Forstwesen, 85,
97—110 (1968).
- Treharne K. J., Cooper J. P.*, Effect of temperature on the activity of carboxylase in
tropical and temperate Gramineae. J. exp. Bot., 20, 170—175 (1969).
- Treharne K. J., Eagles C. F.*, Effect of temperature on photosynthetic activity of
climatic races of *Dactylis glomerata* L. Photosynthetica, 4, 107—117 (1970).
- Troll C.*, Der jahreszeitliche Ablauf des Naturgeschehens in den verschiedenen Kli-
magürteln der Erde. Studium Generale, 8, 713—733 (1955).
- Türk R., Wirth V., Lange O. L.*, CO₂-Gaswechseluntersuchungen zur SO₂-Resistenz
von Flechten. Oecologia, 15, 33—64 (1974).
- Тюриня М. М.* XII Международный Ботанический конгресс, Л., 1975.
- Türk R., Wirth V.*, über die CO₂-Empfindlichkeit einiger Moose. Bryologist, 78,
187—193 (1975).
- Ulrich H., Made A.*, Studien über die Ursachen der Frostresistenz. II. Untersuchun-
gen über den Temperaturverlauf beim Gefrieren von Blättern und Vergleichsobj-
ekten. Planta, 31, 251—263 (1940).
- Ursprung A., Blum G.*, Besprechung unserer bisherigen Saugkraftmessungen. Ber.
Dt. Bot. Ges., 36, 599—618 (1918).
- Vareschi V.*, Zur Frage der Oberflächenentwicklung von Pflanzengesellschaften der
Alpen und der Subtropen. Planta, 40, 1—35 (1951).
- Wagner J.*, Diplomarbeit, 1975.
- * *Walter H.*, Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologischökologische Be-
deutung. G. Fischer, Jena, 1931.
- Walter H.*, Einführung in die Phytologie, III/1. Standortlehre. E. Ulmer, Stuttgart,
2. Aufl., 1960.
- Walter H.*, Die physiologischen Voraussetzungen für den Übergang der autotrophen
Pflanzen vom Leben im Wasser zum Landleben. Z. Pflanzenphysiol., 56, 170—
185 (1967).
- Walter H.*, Die Vegetation der Erde in ökophysiologischer Betrachtung. Bd. II: Die
gemäßigten und arktischen Zonen, VEB G. Fischer, Jena, 1968.
- Walter H.*, Vegetationszonen und Klima (UTB 14). E. Ulmer, Stuttgart, 1970.
- * *Walter H.*, Vegetationszonen und Klima in kausaler und globaler Sicht. UTB 14,
E. Ulmer, Stuttgart, 1970.
- Walter H., Lieth H.*, Klimadiagramm-Weltatlas. VEB G. Fischer, Jena, 1967.
- Wareing P. F., Phillips I. D. J.*, The Control of Growth and Differentiation in
Plants. Pergamon Press, Oxford, 1970.
- Weidner M., Ziemens C.*, Preadaptation of protein synthesis in wheat seedlings to
high temperature. Plant Physiol., 56, 590—594 (1975).
- Went F. W.*, The Experimental Control of Plant Growth. Waltham, Mass.,
1957.
- Whittaker R. H.*, Communities and Ecosystems. Collier-Macmillan Ltd., London, 1960.
- Wilson Ch. Ch.*, The effect of some environmental factors on the movements of
guard cells. Plant Physiol., 23, 5—35 (1948).
- Yocum C. S., Allen L. H., Lemon E. R.*, Photosynthesis under field conditions.
VI. Solar radiation balance and photosynthetic efficiency. Agron. J., 56, 249—253
(1964).
- Yoda K.*, Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation
in Thailand. III. Community respiration. Nature and Life in Southeast Asia, 5,
83—148 (1967).
- Yoda K., Kira T.*, Comparative ecological studies on three main types of forest
vegetation in Thailand. V. Accumulation and turnover of soil organic matter with
notes on the altitudinal soil sequence on Khao (Mt.) Luang, peninsular Thailand.
Nature and Life in Southeast Asia, 6, 83—110 (1969).
- Цельникер Ю. Л.*, Dürresistenz von Baumarten unter Steppenbedingungen.
Dt. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin, Tagungsber., 100, 131—140 (1968).
- Zimmermann G., Bulin H.*, Untersuchungen über die Hitze- und Trockenresistenz
holzbewohnender Pilze. Flora, 162, 393—419 (1973).

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Автотрофные организмы** 14, 40, 144, 149
- Адаптация** 18
- водного обмена 62, 210—211, 248, 255, 259
 - к температуре 86—89, 295, 311, 314
 - углеродного обмена 85—86, 93
 - хроматическая 26, 42
- Азот, ассимиляция** 144—145, 147, 172
- выделение 145
 - запасы 158
 - круговорот 159—160
 - минерализация 149, 153, 161
 - мобилизация 151—152
 - накопление 153—157
 - недостаток 144, 172
 - обмен 144—161
 - поглощение 144
 - потери 161
 - фиксация 148—151, 159, 160
- Активный транспорт ионов** 168, 169, 190, 191
- Аллелопатически действующие вещества** 134
- Аминокислоты** 145—147, 183, 189
- Аммонификация** 149, 153—157, 160
- Анабиоз** 209
- Анаэробноз** 200, 202
- Антибиоз** 20
- Антитранспиранты** 60, 291
- Аридные зоны** 276—278
- Аридный климат** 186, 276—277
- Ассимиляты, запасание** 108—110
- перемещение 113—115, 304
 - распределение 106, 108, 113—115
- Ассимиляция, продуктивность** 102—105, 116
- Атмосфера** 9—10, 12, 22—23, 140—143, 158, 159, 276
- Атмосферные осадки** 203, 243, 267
- и водный баланс фитоценоза 265—267
 - и минеральный обмен 193, 194, 198
 - и pH почвы 165
 - и распределение 275—281
- Бактерии, см. Микроорганизмы**
- Баланс, водный** 241—244, 264—266
- газообмена 99—102
 - кислородный 143
 - минеральных веществ 193—196
 - радиации 283—284, 286, 288, 327
 - углеродный 119—121
- Белковый обмен** 145, 148, 151—152, 303, 304
- Биогеохимический обмен** 18
- Биогеоценозы** 12—20
- Биомасса** 12, 119, 120
- прирост 19, 122—127, 171, 193, 340—345
- Биосфера** 12, 18
- Биотоп** 12
- Биоценозы** 12
- Биоэлементы** 10, 162
- Боуэна отношение** 294
- Брожение** 49
- Буферность почвы** 165
- Вант-Гоффа правило** 79
- Вегетативное размножение** 301
- Вегетационный период** 112, 119, 277, 281, 331
- и климатические ритмы 327—330
 - и термочувствительность 316
- Ветер и движение устьиц** 61
- и диффузия CO_2 231
 - и тепловой режим 289—293
 - и транспирация 231, 234
- Ветровая эрозия** 198
- Влагоемкость (почвы)** 219, 220
- Влажность воздуха, влияние на водный обмен** 210, 211, 213
- — — движение устьиц 61, 62
 - — — теплообмен 290
 - — — фотосинтез 92
- Влажный (гумидный) климат** 164, 186, 187, 276—279
- Вода, баланс фитоценозов** 264—275
- в почве 219—221, 264, 265, 273
 - доступность 212—213, 222—223, 258
 - запасание 253, 259, 260, 265
 - запасы в экосистеме 265
 - на Земле 275—281
 - круговорот 275—276
 - перемещение в растении 224—229, 244—252, 268—269
 - поглощение 157, 218—219, 221—224, 253, 266
 - содержание в растениях 209—210, 242, 259, 265

- Водный баланс Земли 275—281
 — конституционные типы 244
 — растения 240—244
 — и движение устьиц 62
 — фитоденозов 264—275
 — обмен Земли 275—281
 — клетки 213—217
 — растения 218—263
 — основные типы 209
 — растительного покрова 264—275
 — потенциал, диаграммы 216
 — клетки 214, 215
 — почвы 220
 — растения 225—227, 242—245
 — уравнение 217, 221
 Водоемы, баланс минеральных веществ 198—202
 — кислородный режим 54, 141—143
 — световой режим 36
 — стратификация по плотности 37—38
 — температура 37—38, 301
 — химический состав воды 9, 10
 Водяной пар 230, 231, 236, 238, 275
 — влияние на движение устьиц 62
 Воздух *см.* Атмосфера
 Волоски 219
 Выветривание 11, 163—165, 198
 Выживание вида, вероятность 324—325
 Выносливость к засухе 258—261, 320
 Высокогорные растения 109
 Высыхание, устойчивость к нему 253—261
 Газообмен, точка компенсации 53, 56, 72, 73, 79
 Галосуккулентность 191—192
 Галофиты 190—192
 Гейзеры 296, 301
 Геофиты 109, 344, 346
 Геохимические обменные процессы 141, 160—161, 198
 Гетеротрофные организмы 14
 Гигрофиты 258
 Гидратационная вода 212—213
 Гидратура 213—214
 Гидросфера 9, 11, 12, 137, 142, 158, 177, 200, 275
 Гиполимнион 37
 Глинистые минералы 163
 Годичные кольца 340—343
 Гомеостаз 88
 Гомойгидрические растения 209, 210
 Горные местности 23, 117, 118
 — температура почвы 285, 287
 Гравитационная вода 219
 Грибы *см.* Микроорганизмы; Микориза
 Грунтовые воды 198, 219—221, 273
 Гумус 11, 127, 140, 152, 158, 163, 196
 Гуттация 229
 Двуокись углерода, *см.* Углекислота
 Денитрификация 149, 153, 154
 Депрессия точки замерзания 307
 Десульфаторы 202
 Дефицит насыщения водой 89—92, 259
 Диссимилиация 49—52
 Диффузионная порометрия 236
 Диффузионные сопротивления (*в листе*) 54—57, 232, 235
 Диффузия водяного пара 230, 231
 — минеральных ионов 168
 — углекислоты 53—54, 231, 237—239
 Длина дня 327—328, 345
 — и жизненный цикл растений 338—339
 Древесина, приrost 111, 112, 120, 341, 342
 Дыхание 49—62, 121—122
 — газообмен 53—62, 68
 — интенсивность 65—69, 80, 302
 — и теплопродукция 282, 284
 — при температурном стрессе 85—86, 303, 304
 Жароустойчивость 289, 297, 306, 309, 313—314, 318—320
 Жизненный цикл 106, 108, 110, 329—330
 Завядания область 222, 223
 Загрязнение воздуха 203
 Замерзание (тканей) 307—308, 316—317
 Запасные вещества 109—112
 Засоленные почвы 169, 177, 178, 182
 Застой воды 54, 95
 Засуха, влияние на водный обмен 248—252, 273
 — — — CO₂-газообмен 93—95, 97—99
 — — — рост корней 222, 250
 — — — зимняя 251, 252
 Засухоустойчивость 252—263
 Засушливые области 276, 277
 — водный режим 272, 273
 — засоленные почвы 186
 — приrost биомассы 123
 — продуктивный период 117—118
 — радиация 23
 — углеродный баланс 99, 125
 Зеленая фитомасса 100, 101, 107—108, 110, 111, 123

- Земная поверхность, водный баланс 276—279
 — растительный покров 23, 25, 32—35, 135
 — температурный режим 282
 Зимний покой 312—313, 345—347
 — и фотосинтетическая способность 72
 Зоопланктон 199
 Ивановы побеги 345
 Избегание повреждения 253—254, 306—309
 Известковые почвы 165, 184—186
 Излучение 284
 — и заморозки 327
 Изогидрический тип водного обмена 245
 Изоферменты 345
 Иммиссионная устойчивость 206
 Иммиссионное повреждение 204, 206
 Индекс листовой поверхности (ИЛП) 32—35, 115—117, 132, 340
 Интерцепция 266—267
 Инфракрасное излучение 21, 23, 25, 36
 Ионы 163—164, 167—169
 — влияние на движение устьиц 59, 62
 Ионный обмен в почве 163, 164
 Испарение воды (см. также Эвапотранспирация)
 — охлаждающий эффект 289—291
 — потенциальное 236
 Кальвина — Бенсона цикл 43—44, 49—50, 145, 147
 Кальций, обмен 171, 186
 — накопление в растениях 176, 178
 Комбиальный рост 112—113, 347
 Капиллярное связывание воды 212, 219, 220
 Карбоксимутаза 43
 Каротиноиды 24, 25, 28, 40, 42
 Кислород 143, 200
 — в атмосфере 54
 — влияние на фотодыхание 52
 — круговорот 142—143
 Клеточное деление, температурные границы 298
 Клеточный сок, замерзание 307
 — и водный обмен 215
 — pH 48, 60
 Климат 10, 277
 Климатическая ритмика 326—327
 Коллоиды 163
 Компенсационная глубина 79
 — точка влажности 91
 — газообмена 53, 56, 72, 73, 79
 Конвекция 287—289
 Конденсация 287
 Конкуренция, конкурентоспособность 20, 99, 108, 111, 166, 167, 182—185, 239, 296, 349
 Консументы 14, 200
 Корень, баланс газообмена 100, 101, 106, 107
 — дыхание 66, 68, 95, 96
 — и водный обмен растения 221—223
 — ионный обмен 168—170
 — рост 289, 344
 — степень развития 108, 253
 — температурная устойчивость 321, 322
 — устойчивость к высыханию 257
 Корневое давление 224
 Корневые клубеньки 150
 Кребса цикл 49, 145, 147
 Кроны деревьев, ассимиляты в них 112
 — перехватывание осадков 266, 267
 — световое довольствие 28—30, 35—36
 — транспирация 245, 270—271
 — энергообмен 293
 Круговорот азота 158—160
 — биогеохимический 140—141
 — воды 273—276
 — геохимический 140—141, 160—161
 — кальция 185—186
 — кислорода 142—143
 — серы 201—203
 — углерода 139—143
 — фосфора 201, 202
 Ксероморфность 253
 Ксерофиты 258
 Ламберта—Бера закон (экстинкции) 32
 Леггемоглобин (легоглобин) 151
 Лес, водный режим 272—274
 — минеральные вещества 155, 178, 194—197
 — поверхность листьев 117
 — световой режим 30, 293
 — тепловой режим 292, 293, 314
 — углеродный баланс 120, 124, 126, 127
 Лизиметр 269
 Листопад 25, 254, 331, 336, 337
 — и фотосинтетическая способность 71
 — в тропических лесах 338—339
 Листья, развертывание (распускание) 68—69, 265, 331
 — и фотосинтетическая способность 69—70

- Литосфера 9, 11—12, 137
 Лишайники, CO₂-газообмен 91—92
 — реакция на загрязнение воздуха 207—208
 — температурная устойчивость 315, 317
 — устойчивость к высушиванию 209, 255
 Луга, минерализация азота 154
 — световой режим 31
 — тепловой режим 295
 — углеродный баланс 124, 125
 «Льдоустойчивость» 318
- Малат 46—48, 59, 60, 95, 186
 Матричное давление 212
 Матричный потенциал 214, 217, 224
 Мезофиты 258
 Микориза 119, 157—158, 160
 Микроклимат 10
 Микроорганизмы, азотный обмен 147—152, 157—160
 — и кислотность почвы 153—154, 165
 — минеральный обмен 196, 201, 202
 — способность к высушиванию 209
 — температурная устойчивость 315, 320
 Микроэлементы 162, 171, 185—186
 — таблица 174—175
 Минерализация, интенсивность 154—157, 196
 Минеральные вещества 162—208
 — — баланс 193, 196—200
 — — в почве 162—164, 172—175
 — — выделение 183—184, 191
 — — и фотосинтез 96
 — — круговорот 187, 193, 194, 201—203
 — — поглощение 168, 178, 179, 198
 — — потребность 162, 178, 181—183
 — — таблицы 172—175, 177, 180—182, 195
 — — транспорт 169—170
 Моделирование 251, 252
 Море см. Водоемы
 Морозоустойчивость 305—306, 317—318
 Морозы, защита от них 307—308
 — иссушающее действие 223—224, 251—252, 324
 — повреждения, вызываемые ими 304—306, 328
- Набухание 173, 188, 209, 219
 Недостаток питательных веществ 172—175, 181
 Некрозы 174, 175, 205
 Нетто-ассимиляция 103—105
- Нетто-продукция 119, 120
 — первичная 121, 128, 129, 132
 Нетто-фотосинтез 53, 54. См. также Фотосинтетическая способность
 Нитраты, восстановление 144—145
 Нитрификация 144, 153—157
 Нитрогеназная система 149, 151
 Нуклеиновые кислоты, обмен 145, 148, 303, 304
 Нуклеопротеиды 25, 28
- Обезвоживание см. Испарение воды
 Озоновый экран 21, 142
 Окружающая среда 12, 349—352
 Опад органический (подстилка) 15—17, 119—121, 125, 127, 138, 151, 196
 — в фитопланктоне 124
 — минеральные вещества 183, 193—196, 201
 Органические кислоты, суточный ритм 47—48, 59—60
 Осадки см. Атмосферные осадки
 Осмотически связанная вода 213
 Осмотический потенциал 214, 217
 — — спектры 243
 Осмотическое давление 213
 — — действие солей 187—191
 — — потенциальное 192, 213, 215, 242—244, 249, 252
 — — связывание воды 214
 — — состояние, уравнение 215
 Относительная тургесцентность 242
 Отношение C:N 152, 153, 157
 Отражение (света) 23—24, 36
- Парабиоз 153
 Паразиты 14, 20, 295
 Пентозофосфатный цикл 145
 Первичная продуктивность 121, 128, 129, 133
 Переохлаждение воды в клетках 307
 Пищевые цепи (цепи питания) 15—17, 139—140, 202
 Планктон, водоросли 105—106, 199
 — — содержание энергии 134
 — — минеральный обмен 198—199
 — — плотность популяции 106, 199
 — — скорость опускания 124
 — — фотосинтез 64, 65, 78—79, 199
 Пластиды, пигменты 39—40, 42
 Плодоношение 108, 112
 Плотность, стратификация в водоемах 9, 37—38, 201
 Плотоядные животные (хищники) 14
 Побег, рост 344, 345
 Погода 10
 Пограничный плазмоллиз 217
 — — слой 55, 56, 230, 289

- Подвижное равновесие 164, 215, 218
 Подлесок (подрост) 32, 35, 77, 78, 316, 323, 324
 Пожары 19, 141, 197, 309
 Пойкилогидрические растения 209—211
 Пойкилотермные организмы 282
 Полевая влагоемкость 219, 220, 223
 Полярные области, вегетационный период 119, 327
 — — водный режим 278, 280
 — — продуктивность растений 118, 129
 — — фиксация азота 149
 Потенциальное осмотическое давление 192, 213, 215, 242—244, 249, 252
 Почва, вода 95, 219—225, 248, 264, 265
 — дыхание 127, 140
 — запасы азота 154—158
 — известковая 184—186
 — ионы 167
 — коллоиды 163, 220
 — образование 11—12
 — органические вещества 124, 127
 — поры 11, 219
 — реакция (рН) 127, 164—166
 — сосущая сила 221—222
 — температура 95, 223—224, 273, 285—287
 Почвенные заморозки 224, 273
 Почвенный воздух 127, 140
 Почки зимующие 345
 — покой 346
 — распускание 336, 338, 345, 346
 Приливная зона 186, 188, 258
 — — термоустойчивость организмов в ней 316, 317
 Прирост 19, 122—127, 171, 193, 340—345
 — методы исследования 102—105
 Приспособление см. Адаптация
 Проводящее сечение 227
 Продуктивность отдельных растений 101—115
 — растительного покрова 115—119
 — — и географическая широта 118
 — фенология 342
 — экономический коэффициент 121—122
 «Продуктивность транспирации» 240
 Продуктивный период 117—119, 331
 Продуценты 14
 Проницаемость 168
 Прорастание 166, 192, 298—300
 Просачивание 265
 Протоплазма, движение 303, 320
 — использование воды 213
 — набухание и жизненные функции 89, 92, 209, 316
 — оцепенение 296
 — устойчивость к температурам 304—305, 309—310, 314, 327
 Путь Хэтча—Слеэка—Корчяка 44—48
 Радиация, баланс 283—284, 286—288, 327
 — биологическое действие 25—36, 42, 130—131, 309, 343
 — в атмосфере 21—23
 — распределение энергии 21—23, 28—38, 43, 133, 135—136
 — фаза излучения 327
 — — инсоляции 285, 291, 318
 Развитие, ритмика 326—348
 — фазы 329—340
 Рассеянный свет неба 23, 28, 284
 Растения-индикаторы 165, 200
 Растительноядные животные 14
 Редуценты 14
 Рекреация 183, 184, 193
 Релаксационная способность растения 324
 Рост 329—330, 337—340, 342
 — влияние водоснабжения 209—210
 — и минеральные вещества (таблицы) 171—176
 — и рН почвы 165—167
 — потребность в тепле 297—298
 Рудеральные растения 178, 182
 РудФ-карбоксилаза 43
 Сапрофиты 14, 17, 18, 125, 196
 Свет (см. также Радиация)
 — недостаток 29—32, 34—35, 78, 101, 130—131, 199
 Световое довольствие 29—38
 — дыхание (фотодыхание) 50—53
 — насыщение 73
 Седиментационный тип круговорота минеральных веществ 201, 202
 Сезонный климат 328—331, 333
 Семена, созревание 301
 Сера, круговорот 201—203
 Сернистый газ (SO₂) 60, 198, 201, 203, 207
 Серобактерии 201, 202
 Сероводород 202
 Силкатные почвы 184
 Симбиоз 19, 150—151, 157—158
 Симпласт корня, транспорт минеральных веществ 169—170
 Смачиваемость 219, 266, 267

- Смена листвы 183, 193—196, 344
 Снег 267, 278, 280, 281, 287, 324
 Солеустойчивость 189—190
 Соли, выделение 183—184, 191
 — круговорот 187, 193, 194, 201—203
 Солнечная константа 22
 Сорбционное связывание (ионов в почве) 163—164
 Сосушая сила 241, 243
 — — атмосферы 225, 230
 — — галофитов 192
 — — градиент 226, 227
 — — клеток 215—218, 305
 — — почвы 221—222, 292
 — — растений 218, 222, 225—227, 244, 246, 253
 Старение 69—70, 330, 336
 Стеногидрические растения 242, 244
 Стенотермные растения 295, 296
 Степные растения 109, 344
 Сток 264, 273
 Стресс 19, 302—306, 325
 Суккулентность 254
 Сукцессии 122
 Сухой климат см. Аридный климат
 Таллофиты 208—209, 211, 218, 229, 255, 257
 — газообмен 89—92
 — термоустойчивость 295, 315, 318
 Температура воды 9, 37—38
 — и жизненные функции 60—61, 79, 294—325, 346—347
 — и минерализация 157, 197
 — и поглощение воды 223—224
 — почвы 95, 223—224, 273, 285—287
 — пределы для жизни 296—325
 — органов растений 282, 288—292
 — растительного покрова 284—285, 292, 295
 Температурный коэффициент 79—80
 Теневые (теневыносливые) растения 73—77
 Тепло, потребность в нем 294—295
 Тепловая граница фотосинтеза 80—85, 87—89, 97—98
 Тепловое излучение тел 284
 — повреждение 303—304
 Тепловой режим 282—325
 Термоклин 38, 199
 Термопериодизм 298, 326
 Термоустойчивость 306—325, 327—329
 Тинеманна правило 322
 Толерантность 306
 Транспирационный ток 169—170, 183, 228, 229
 Транспирация 229—240, 265, 276
 — в зимнее время 271
 — и CO₂-газообмен 237—239
 — и тепловой режим 289—291, 309
 — коэффициент 239, 240
 — куткулярная 232—234, 237, 249, 253, 258
 — относительная 235—236
 — перидермальная 233—234, 254
 — растительных сообществ 267—273
 — суточные колебания 245—249, 271
 — уравнивание 231
 — устьичная 231—232, 234, 237
 Тропические области, климатическая ритмика 330
 — — минеральные вещества 197
 — — оборот массы 124—127
 — — продуктивные периоды 118
 — — фенологические процессы 337—340
 Тургор 215—217
 — и движение устьиц 62, 89
 Тяжелые металлы 182
 Углекислота (двуокись углерода) (см. также Фотосинтетическая способность)
 — ассимиляция 43—47
 — баланс 67—68, 100—102
 — влияние на движение устьиц 59—60, 62
 — диссимиляция 49—52
 — диффузия 53—57
 — суточные изменения 74, 75, 91
 — фиксация 43, 47—48
 Углерод, запасы на Земле 136—138
 — мобилизация 124—125
 — обмен 39—143
 Углеродный запас фитоценоза 119, 126, 127
 Удобрение 161, 196, 198, 200
 Ультрафиолетовые лучи 21, 24, 25, 36, 142
 Устойчивость к высыханию 254—258
 — к загрязнению воздуха 203—208
 — к засухе 252—263
 — к крайним температурам 306
 — к минеральным веществам 182—183, 190
 — к осмотическим факторам 188—189
 — к солям 188—190
 Устьица, влияние внешних факторов 59—62, 80, 234, 237, 245, 249, 258
 — и суточный ритм органических кислот 47—48, 59, 94—95, 248
 — и фитогормоны 59
 — механизм движения 57—62

- «относительная площадь пор» 59
- проводимость 235
- регулирование транспирации 237
- сопротивление диффузии 54—57, 92—93, 231, 235
- «фотореактивное открывание» 59

- Факторы, взаимосвязь 349
- Фенологическая карта 335
- Фенологический календарь 334
- Фенология 331—340
- Фенометрия 340—342
- Фенофазы 331—340
- ФЕП-карбоксилаза 46
- Ферменты и движение устьиц 62
- и минеральный обмен 172—175, 188, 204
- при зимнем покое 345
- при обезвоживании 305
- при развитии листьев 71
- фотосинтеза 82, 96
- Фика закон 53, 54, 231
- Фикобилины 25, 28, 40, 42
- Фиксация азота 148—151, 159, 160
- Фитогормоны 59, 71, 105, 346—348
- Фитомасса 12, 119, 137
- Фитотоксины 60
- Фитохромы 25, 28, 346
- Фитоденозы, водный обмен 264—275
- минеральный обмен 193—201
- первичная продуктивность 115—119
- температурный режим 291—293
- фотосинтез 76—78
- Фотодыхание 50—53
- Фотопериодизм 326
- Фотосинтез 13, 39—48
- влияние внешних факторов 75—99, 202, 203, 208, 209, 284, 303, 304, 343
- вторичные реакции 43—48
- и развитие растений 69—72
- моделирование 251
- первичные реакции 39, 43
- у бактерий 202
- у водорослей 78—79
- у суккулентов 48
- у таллофитов 89, 91
- экономический коэффициент 67, 121
- Фотосинтетическая способность 62—72, 86
- Фотосинтетически активная радиация (ФАР) 21, 23, 36
- Хелаты 168
- Хемоавтотрофные бактерии 153, 202
- Хемосинтез 14

- Хлорофилл 24—28, 39—42
- влияние минерального питания 96
- и продуктивность 117, 132
- недостаток 42
- Холод, потребность в нем 301, 345—347
- Холодовая граница фотосинтеза 80—83, 85, 87—89
- Холодовое повреждение 304—306
- Холодостойкость 307—313
- Хроматическая адаптация 26, 42

- Цветение 332—336, 339
- распределение ассимилятов 108, 113
- термочувствительность 301
- Цветки, образование 25, 330—334, 336
- отражательная способность 23
- снабжение ассимилятами 112, 113
- термочувствительность 321—323
- транспирация 232
- Цепи питания *см.* Пищевые цепи

- Эвапориметр (атмометр) 235
- Эвапотранспирация 230—231, 236, 265, 276
- фитоценозов 268—273
- Эвригидрические растения 242, 244
- Эвритермные растения 295, 296
- Эвфотический слой 37, 124, 143, 198, 201
- Экологические модели 250—252, 343
- прогнозы 250, 252
- Экологическое равновесие 18—19
- Экология 7
- методы 349
- Экономический коэффициент продуктивности 121—122
- фотосинтеза 67, 121
- Экосистемы 18—20
- водный баланс 265—266
- устойчивость 18—19
- Экотипы 329, 345
- выживание 323
- Экстремальные температуры 301—302
- Энергетический баланс 283—284, 293
- Энергия, обмен 276, 282, 292, 293
- поток 15—17, 21
- содержание в сухом органическом веществе 134—135
- в фитомассе 133, 136
- Эпилимнион 37
- Эпифиты 219
- Эутрофикация 199—202

- Яровизация 301

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Abies alba* 85, 206, 308, 313
 — *balsamea* 93
 — *veitchii* 111
Acacia acuminata 251
 — *craspedocarpa* 251
Acer 205
 — *campestris* 234
 — *negundo* 205
 — *platanoides* 205
 — *pseudoplatanus* 205, 259, 321
Aceri-Fraxinetum 154, 156
Achillea millefolium 243
Adenostyleto-Cicerbitetum 35
Aegopodium podagraria 222
Aesculus hippocastanum 205
Ageratum 299
Agrostis tenuis 182
Ailanthus 184
 Aizoaceae 44
Alisma 232
Allium (22 вида) 319
 — *cepa* 205
 — *porrum* 205
Alnus 151, 205
 — *incana* 205
Alyssum bertolonii 183
 Amaranthaceae 44
Ammodendron conollyi 251
Anabaena 148
Anabasis 250
Anacystis nidulans 44
Ananas sativus 60
Anemone nemorosa 333
 — *pulsatilla* 263
Antithamnion cruciarum 188
Anthyllis vulneraria 185, 262
Apatococcus lobatus 210
Apium graveolens 205
Arctagrostis arundinacea 319
Arctostaphylos 166, 184
 — *uva-ursi* 167
Aristida karelinii 319
 Aristidoideae 46
Armeria maritima 183
Arrhenatheretum elatioris 333
Arrhenatherum elatius 243, 333
Artemisia 250
 — *austriaca* 332
 — *campestris* 313
 — *tridentata* 88
Asarum europaeum 222, 260
 Asclepiadaceae 47
Asplenium cuneifolium 183
Aster amellus 247
 — *linosyrus* 262
 — *tripolium* 192
 Asteraceae 184
Astragalus bisulcatus 183
Atrichum undulatum 208
Atriplex 44, 192
Avena pratensis 263
 — *sativa* 78, 171
Avicennia 191
Azotobacter chroococcum 148
 Bacteriophyta 211
Bangia fuscopurpurea 188
Banksia menziesii 251
Beggiatoa 202
Bellis 299
 — *perennis* 333
Berberis vulgaris 205
Beta vulgaris 56, 205
Betula 234, 305
 — *pendula* 205, 259, 324, 344
Botridium 211
Brachypodium pinnatum 263
Brassica 205
 Brassicaceae 178
 Bromeliaceae 47
Bromus erectus 263
Bryophyllum daigremontianum 95
 Bryophyta 211
Buplerum falcatum 263
 Cactaceae 47
Calligonum 250
Callithamnion granulorum 188
 — *scopulorum* 188

Callitriche obtusangula 200
Calluna 71, 125
 — *vulgaris* 166
Calophaea 207
Calothrix 148
Campanula rotundifolia 243
Canna indica 292
Capsicum annuum 263
Carduus uncinatus 332
Carica papaya 330
Carpinus 125
 — *betulus* 205, 333
 Caryophyllaceae 44
Castanea sativa 205, 259
Casuarina 151
Ceanothus 151
Cedrus atlantica 205
Ceiba pentandra 299
Centaurea scabiosa 247
Ceranium berneri 188
 — *strictum* 188
Cerantonia siliqua 308
Ceterach 211
Cetraria islandica 208, 257
 — *nivalis* 85
 — *richardsonii* 305
Chaetomorpha linum 188
Chamaecyparis 205
 — *obtusa* 99
Chara 211
 Chenopodiaceae 178, 192
Chlamydomonas 211
 — *nivalis* 295, 296
Chlorella 211
Citrullus colocynthis 94
Citrus 71, 330, 347
 — *limon* 308
 — *villosus* 262
Chrysanthemum leucanthemum 333
Cladonia alpicornis 208
 — *arbuscula* 208
 — *rangiferina* 208
Cladophora 211
 — *prolifera* 188
 — *ramellosa* 188
 — *spinulosa* 188
 — *utriculosa* 188
Clostridium 149
 — *pasteurianum* 148
Coffea 299
Convolvulus arvensis 259, 260
Cornus sanguinea 262
Coronilla varia 249, 259, 260
Corylus avellana 205
 Crassulaceae 47
Crescentia cujete 339
Cryptomeria japonica 98

Ctenidium molluscum 208
Cucurbita pepo 263
Cupressus sargentii 183
 — *sempervirens* 308
 Cyanophyta 211
Cynanchum vincetoxicum 222, 249, 263
Cynodon dactylon 189, 243
 Cyperaceae 44, 256
Cyperus 44

Dactylis glomerata 319
Datura metel 94
Daucus carota 263
Debaryomyces hansenii 189
Deschampsia flexuosa 165, 166, 186
Dicranella heteromalla 208
Dicranum scoparium 208
Diplocarpon rosae 207
Distichlis 189, 191
Dunaliella salina 189

Elaeagnus 151
Eleusine indica 319
Elodea canadensis 200
Elymus arenarius 319
Eremophila miniata 251
Erica tetralix 324
Eucalyptus globulus 308
Euphorbia 44
 Euphorbiaceae 44
Evernia prunastri 208
Evonymus europaea 205

Fagus 125, 234
 — *sylvatica* 73, 91, 111, 206, 223, 259,
 260, 324, 344
Ferocactus wislizenii 291
Festuca ovina 182
 — *pratensis* 205
 — *pseudovina* 263
 — *sulcata* 332
 — *vallesiaca* 259, 263
Ficus 330
 — *carica* 262
Forsythia intermedia 205
Fragaria vesca 205, 222, 262
Frankia 151
Fraxinus 234
 — *excelsior* 205, 223, 262, 333
 — *ornus* 259, 312
Funaria 207

- Galatella villosula* 332
Galium mollugo 243
 — *verum* 333
Geranium sanguineum 247
 Gesneriaceae 256
Gladiolus 183
Glaux maritima 187, 191
Gossypium herbaceum 92
Grimmia pulvinata 208
Gypsophila patrini 183

Haberlea 256
Hakea preisii 251
Halimione 192
Haloxylon aphyllum 251
Hammada 250
Hellanthus annuus 90, 106, 107, 263,
 341
 — *canum* 262
Helminthosporium maydis 60
Hepatica nobilis 333
Heracleum 333
Herpotrichia juniperi 296
Hibiscus 330
Hieracium pilosella 262, 263
Hippophae 151
Hippuris vulgaris 200
Holoxylon 250
Hordeum leporinum 319
Hylocomium splendens 208
 Hymenophyllaceae 210
Hypnum cupressiforme 208
Hypogymnia physodes 206—208

Impatiens noli tangere 260
Imperata cylindrica 319
Iris pumila 332

Jasione montana 182
Juglans 184
 — *regia* 205, 259
Juncus gerardi 187, 192
 — *maritimus* 192
 — *subnodulosus* 200
Juniperus 205
 — *communis* 205

Knautia arvensis 333

Laguncularia 192
Lamium maculatum 333
Larix decidua 67, 205, 341, 344

- Laurus nobilis* 251, 262
Lecanora 207, 208
Leontodon 249, 250
Leucojum vernum 333
 Lichenes 211
Ligustrum japonicum 61
 Liliaceae 47
Lobaria pulmonaria 208, 257
Loiseleuria procumbens 283
Loiseleuria-Cetrarietum 126
Lolium multiflorum 205
 — *perenne* 243
 — *rigidum* 35
Lotus corniculatus 263
Lupinus albus 263
Lusulo-Fagetum 154
Lychnis flos-cuculi 300

- Malus sylvestris* 259
Marchantia 207
Mastigocladus 148, 296
Mathiola 299
 Mesembryanthemaceae 47
Milium effusum 222
Minuartia verna 182
Mnium undulatum 208
Molus 305
 Mycophyta 211
Myrica 151
 Myrothamnaceae 256
Myrothamnus 211

- Nerium oleander* 308
Nicotiana tabacum 205
Nitaphyllum punctatum 188
Nitraria retusca 251
Nitrobacter 153
Nitrosomonas 153
Noaea mucronata 94
Noëa 250
Nostoc 148
Novosieversia glacialis 282

- Olea europaea* 87, 92, 111, 251, 259—
 261, 308, 309, 341
Opuntia camanchica 260
 Orchidaceae 47
Ostrya carpinifolia 259
Oxalis acetosella 259, 260, 262
Oxytropis pilosa 259

- Panicoideae 46
Panicum 44
 — *miliaceum* 319

- Papaver* 299
Parmelia caparata 208
— *furfuracea* 208
— *scortea* 208
— *stenophylla* 208
Peltigera canina 257
— *cylindrica* 257
Phaseolus vulgaris 90, 205
Phragmites communis 235, 319
Phryganocydia corymbosa 339
Phytolagellata 189
Picea 234
— *abies* 71, 88, 204, 206, 246, 259,
260, 308, 344
— *glauca* 70
— *pungens* 205
Pinus 234
— *cembra* 252, 308
— *densiflora* 98
— *halepensis* 262
— *montana* 205
— *nigra* 41, 204, 205
— *pinia* 308
— *ponderosa* 298, 299
— *radiata* 87
— *strobus* 204, 205
— *sylvestris* 24, 86, 204, 206, 259, 260
— *taeda* 299
Plagiothecium undulatum 208
Plantago maritima 192
Platanus acerifolia 206
Plectranthus fruticosus 307
Pleurococcus 211
Plocamium coccineum 188
Plumbaginaceae 191
Poa alpina 319
Poaceae 44, 46, 256
Podophyllum peltatum 81
Pohlia nutans 206
Polygonum bistorta 243
Polypodium vulgare 259
Polysiphonia pulvinata 188
Polytrichum commune 208
— *juniperinum* 208
Populus 205, 234, 345
— *deltoides* 24
— *nigra* 99, 223
— *tremula* 205, 259, 262
— *trichocarpa* 344
Potamogeton 232
— *coloratus* 200
— *crispus* 200
— *densus* 200
— *pectinalis* 200
Porphyra leucosticta 188
Portulacaceae 44
Prenanthes purpurea 259
Primula elatior 333
Primulaceae 299
Protococcales 209
Prunella grandiflora 247
Prunus armeniaca 94, 205, 259
— *avium* 205, 259
— *cerasus* 205
— *domestica* 205
— *dulcis* 259
— *persica* 259
Pseudomonas salinarum 189
Pteridophyta 211
Pulmonaria officinalis 222, 259, 260,
262, 333
Pyrus communis 205

Quercus 125, 234, 345
— *borealis* 204
— *coccifera* 341
— *ilex* 179, 238, 251, 259, 260, 262,
308, 323, 341
— *pubescens* 238, 259, 260, 341
— *robur* 26, 205, 259, 260, 262, 333,
344
— *rubra* 26, 257

Ramalina farinacea 208
— *maciformis* 91, 210
Ramonda serbica 256
Ranunculus acer 333
— *ficaria* 26, 333
— *fluitans* 200
Retama 250
Rhizobium 151
Rhizocarpon geographicum 208
Rhizoclonium 313
Rhizophora 192
Rhododendron ferrugineum 252, 260,
309
Rhynia 211
Rhytidadelphus triquetrus 208
Rhytisma acerinum 207
Ribes nigrum 348
Robinia pseudacacia 205
Rosa rugosa 205
Rosmarinus officinalis 262
Rubus idaeus 205

Saintpaulia ionantha 298, 299
Salicornia 192
Salix 205, 234
Salmonella paratyphi 296
Salsola subaphylla 251
Sambucus nigra 205, 262
— *racemosa* 205

- Sarothamnus scoparius* 166, 324
Saxifraga oppositifolia 319
 — *rivularis* 345
 Scrophulariaceae 256
Sedum maximum 260
 — *montanum* 313
Selaginella 211, 256
Sempervivum montanum 291
Sequoiadendron giganteum 246
Silene acaulis 299
 — *inflata* 185
 — *secundiflora* 300
 — *viscosa* 300
 — *vulgaris* 300
Smirnovia turkestanica 251
Soja hispida 263
Solanum lycopersicum 263
Sorghum alnum 74, 319
 — *aucuparia* 205
 — *vulgare* 92
Spartina 191
 Spermatophyta 211
Sphagnum 165, 166, 208
Stachys recta 259
Stipa capillata 92, 259, 263
 — *joannis* 248, 259, 263
 — *pennata* 263
 — *pulcherrima* 263
 — *stenophylla* 263
 — *tenacissima* 254
Synechococcus 296
Syringa vulgaris 206

Tabebuia ochracea 339
Tamarix 191
Taraxacum officinale 243, 333
Taxus 205
 — *baccata* 205, 308
 Thiorhodaceae 202
Thlaspi alpestre 182, 183

Thuja 205
 — *occidentalis* 205
 — *plicata* 205
Tilia 205
 — *cordata* 205
Tragopogon pratensis 243
Trentepohlia 211
Trichomanes radicans 210
Trifolium pratense 333
 — *subterraneum* 35
Triglochin 191
 — *maritima* 187, 192
Trisetum nardetosum 35
 — *trollietosum* 35
Trisetum flavescens 333
Tussilago farfara 166

 Umbelliferae 178
Umbilicaria pustulata 257
Usnea florida 257
Ustilago zeae 296

Vaccinium myrtillus 259
 — *vitis idaea* 259
Verrucaria 207
Viola 299
 — *calaminaria* 183
Viscaria vulgaris 222
Vitis vinifera 205, 259

Xanthoria parietina 206—208
Xeromyces 210

Zea mays 296, 299, 319
Zilla 250
Zinnia 299
Zygophyllum 250

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие редактора перевода	5
Предисловие автора к русскому изданию	7
Глава 1. Внешняя среда	9
Гидросфера как среда обитания	9
Атмосфера	9
Литосфера и почва	11
Биосфера	12
Экосистема и биогеоценоз	12
Глава 2. Солнечная радиация как источник энергии	21
Радиация в атмосфере	21
Поглощение радиации растениями	23
Радиационный климат водоемов	36
Глава 3. Углеродный обмен растений	39
Углеродный обмен клетки	39
Фотосинтез	39
Процессы диссимиляции	49
СО ₂ -газообмен растения	53
СО ₂ и О ₂ -газообмен как диффузионный процесс	53
Фотосинтетическая способность и специфическая активность дыхания	62
Влияние внешних факторов на СО ₂ -газообмен	72
Углеродный обмен и продуктивность отдельных растений	99
Баланс газообмена	99
Продуктивность	102
Баланс ассимилятов и рост	105
Углеродный обмен и продуктивность растительного покрова	115
Продуктивность растительных сообществ	115
Углеродный обмен растений в экосистеме	119
Продуктивность растительного покрова Земли	128
Использование энергии растительностью	130
Роль растений в углеродном балансе Земли	136
Круговорот кислорода	139
Глава 4. Азотный обмен растений	144
Азотный обмен высших растений	144
Азотный обмен микроорганизмов	148
Обмен азота в экосистеме	152
Глава 5. Обмен минеральных веществ	162
Почва как источник питательных веществ	162
Минеральные вещества в почве	162
Реакция почвы	164
Баланс минеральных веществ растения	167
Поглощение питательных веществ	167
Транспорт минеральных веществ в растении	169
Усвоение и отложение минеральных веществ в растении	170
Особенности обмена минеральных веществ в разных местообитаниях	184

Минеральные вещества в растительном покрове и их кругооборот в экосистеме	133
Токсическое действие загрязнений воздуха	203
Глава 6. Водный обмен растений	209
Водный режим клетки	212
Вода в клетке	212
Состояние воды в клетке	213
Водный обмен растения	218
Поглощение воды	218
Транспорт воды	224
Выделение воды	229
Водный баланс растения	240
Конституционные типы водного обмена	244
Водный обмен в засушливые периоды	248
Засухоустойчивость	252
Водный обмен растительного покрова	264
Водный баланс фитоценозов	264
Водный обмен Земли и его значение для растительности	275
Глава 7. Тепловой режим и влияние температуры	282
Тепловой режим	283
Влияние температуры на жизнедеятельность растений	294
Температурные границы жизни растений	301
Глава 8. Климатическая ритмика и ритмика вегетации	326
Климатическая ритмика	326
Ритмика вегетации	327
Заключение	349
Приложение	353
1. Некоторые сокращения и символы, используемые в книге	353
2. Соотношения различных единиц	356
Список литературы	357
Предметный указатель	371
Указатель латинских названий	378

ИБ № 1056

В. Лархер

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Редактор Ю. И. Лашкевич

Художник Е. К. Самойлов. Художественный редактор В. Н. Бисенгалиев
Технический редактор Н. А. Иовлева. Корректор Н. В. Спичкина

Сдано в набор 19.12.77. Подписано к печати 20.03.78.

Формат 60×90^{1/16}. Бумага кн. журн. № 2 Латинская гарнитура. Высокая печать,
12,00 бум. л., 24,00 печ. л., Уч.-изд. л. 25,53. Зак. 2396. Цена 2 руб. 10 коп.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР», Москва, 1-й Рязский пер., д. 2

Московская типография № 11 Союзполиграфпрома при Государственном комитете
Совета Министров СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.
Москва, 113105. Нагатинская ул., д. 1.